ISSN 0006—8136

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 67
8
АВГУСТ

«НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1982

Ин

Журнал основан в 1916 г.
Издается 12 раз в год

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

В. И. Василевич, А. Е. Васильев (*зам. главного редактора*), М. М. Голлербах, О. В. Заленский, Т. И. Капралова (*отв. секретарь*), Е. М. Лавренко, Н. А. Миняев, Б. Н. Норин (*зам. главного редактора*), Т. И. Серебрякова, А. К. Скворцов, А. Л. Тахтаджян (*главный редактор*), Х. Х. Трасс, Ан. А. Федоров, С. К. Черепанов (*зам. главного редактора*), М. С. Яковлев, А. А. Яценко-Хмелевский.

EDITORIAL BOARD

S. K. Cherepanov (*Associate Editor*), An. A. Fedorov, M. M. Hollerbach, T. I. Kapralova (*Secretary*), E. M. Lavrenko, N. A. Miniaev, B. N. Norin (*Associate Editor*), T. I. Serebryakova, A. K. Skvortsov, A. L. Takhtajan (*Editor-in-Chief*), H. H. Trass, V. I. Vasilevich, A. E. Vassilyev (*Associate Editor*), M. S. Yakovlev, A. A. Yatsenko-Khmelevsky, O. V. Zalensky.

РЕДАКЦИОННЫЙ СОВЕТ

В. А. Алексеев, Э. Ц. Габриэлян, М. В. Горленко, И. К. Дагис, К. З. Закиров, Н. И. Караева, Л. Я. Курочкина, Л. И. Малышев, Б. Т. Матиенко, Ю. С. Насыров, Г. Ш. Нахуцришвили, Н. Т. Нечаева, Э. Х. Пармасто, В. И. Парфенов, К. М. Сытник, Л. В. Табака, В. Н. Тихомиров, С. С. Харкевич.

EDITORIAL COUNCIL

V. A. Alexeyev, I. K. Dagis, E. Ts. Gabrielian, M. V. Gorlenko, N. I. Karaeva, S. S. Kharkevich, L. Ya, Kurochkina, L. I. Malyshev, B. T. Matienko, G. Sh. Nakhuzrischvili, Yu. S. Nasyrov, N. T. Nechaeva, V. I. Parfenov, E. Kh. Parmasto, K. M. Sytnik, L. V. Tabaka, V. N. Tikhomirov, K. Z. Zakirov.

Зав. редакцией *М. П. Тулина*. Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректоры *А. А. Гинзбург* и *Г. И. Тимошенко*

Сдано в набор 12.05.82. Подписано к печати 26.07.82. М-26582. Формат бумаги 70×108¹/₁₆.
Бумага № 2. Гарнитура обыкновенная. Печать высокая. Печ. л. 9 + 2 вкл. (0.25 печ. л).
Усл. печ. л. 12.95. Усл. кр.-отт. 13.48. Уч.-изд. л. 16.09. Тираж 2225. Тип. зак. 1416.

Издательство «Наука», Ленинградское отделение
199164. Ленинград, В-164, Менделеевская линия, 1
«Ботанический журнал», тел. 218-36-12

Ордена Трудового Красного Знамени Первая типография издательства «Наука»
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, 12

УДК 58.12 : 581.132 : 631.175

О. А. Семихатова

РОЛЬ ИССЛЕДОВАНИЙ ДЫХАНИЯ В РАЗВИТИИ ТЕОРИИ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОЙ ПРОДУКТИВНОСТИ РАСТЕНИЙ

O. A. SEMIKHATOVA. THE ROLE OF THE STUDIES ON RESPIRATION IN THE DEVELOPMENT OF THE THEORY OF PHOTOSYNTHETIC PLANT PRODUCTIVITY

Анализ литературы показал, что для развития теории фотосинтетической продуктивности растений большое значение имели исследования темнового дыхания. Особенно важны они были в период формирования концепции идеального типа растения и при разработке основных положений концепции атрагирующих центров: роли источника и потребителя ассимилятов и самой проводящей системы в транспорте ассимилятов. Намечены вопросы, представляющие в настоящее время первостепенный интерес для выяснения путей оптимизации дыхания.

Представления физиологов растений о том, какие внешние и внутренние особенности растения обусловливают максимальную продуктивность и урожай, изложены и обоснованы в хорошо известной теории фотосинтетической продуктивности (см. Ничипорович, 1955, 1966, 1977, 1979). В процессе развития этой теории в ней сменилось несколько концепций о том, какое свойство растения является главным, ведущим в продукционном процессе. Смена концепций, т. е. путь формирования современных представлений, обобщающих все прежние, разбирается в нескольких обзорах (Watson, 1952; Yoshida, 1972). Но при этом до сих пор остается в тени та значительная роль, которую играли исследования дыхания в становлении теории продуктивности растений. Вместе с тем с уверенностью можно утверждать, что в основе этой теории лежат не только результаты изучения фотосинтеза, но в той же мере и изучения дыхания. Иногда новые сведения именно о дыхании служили «краеугольным камнем», который приводил к смене концепций в этой теории. Так, например, хорошо известно, что уточнение вегетационного хода дыхания целого растения способствовало переходу от концепции оптимального листового индекса к представлениям об идеальном типе растения и ознаменовало тем самым новый, более прогрессивный этап в развитии учения о продукционном процессе растений. Для формирования и разработки другой современной концепции — атрагирующих центров — исследования дыхания также имели существенное значение.

Однако до сих пор еще недостает детальных сведений о дыхании отдельных органов и особенно целого растения, которые необходимы для понимания особенностей продукционного процесса у различных видов растений в разных условиях обитания. Чтобы стимулировать исследования по дыханию, по-видимому, следует более подробно, чем это до сих пор делалось, показать значение таких исследований в прошлом и на настоящем этапе развития теории продуктивности. Это и составляет задачу настоящей работы.

Факт, что дыхание наряду с фотосинтезом является ведущим элементом продукционного процесса, был осознан не сразу. В 20—30-е годы XX в., когда только еще выяснялась связь отдельных показателей ассимиляционной деятельности с величиной первичной продуктивности растений, многие исследователи определяли у листьев и фотосинтез, и дыхание. Когда накопился экспериментальный материал, стало ясно, что выделение CO_2 в дыхании составляет значительно бо́льшую долю от фотосинтеза, чем это считалось ранее (см. Чесно-

1 © Издательство «Наука», «Ботанический журнал», 1982 г.

ков и др., 1932). Отсюда — главное следствие работ этих лет — вывод о том, что при изучении продуктивности нельзя пренебрегать данными по дыханию.

В те же годы началась дискуссия о том, должно ли дыхание иметь малую интенсивность, чтобы продуктивность растения была высокой. Большие значения дыхательных затрат и знак минус у величины, обозначающей дыхание в предложенных тогда же формулах продуктивности, склонили многих ученых к положительному ответу на этот вопрос (например, Кокин, 1926). Такое мнение было созвучно «царствовавшей» тогда в теории фотосинтетической продуктивности концепции нетто-ассимиляции (согласно которой биологическая продуктивность пропорциональна нетто-ассимиляции); оно высказывалось и позднее (например, Huber, Polster, 1955).

Другие исследователи обратили внимание на прямую связь между интенсивностью дыхания и темпом роста растения, а также на часто наблюдающееся соответствие сильного дыхания и высокой интенсивности фотосинтеза (Алексеев, 1937; Данилов, 1939, и др.). Так, Л. А. Иванов (1941), указывая, что нет прямых свидетельств об уменьшении урожая при усилении дыхания, объяснял это тем, что в нормальных условиях усиление дыхания обычно сопровождается усилением фотосинтеза. Представление о связи дыхания и роста подытоживают В. А. Бриллиант и Г. С. Горбунова (1955 : 141): «Высокая активность дыхательного обмена, связанная с интенсивной тратой органической массы растения, может компенсироваться в этом отношении обеспечиваемыми дыханием повышенными темпами роста и развития растения, в частности роста листовой поверхности, что и может привести в итоге к увеличению урожая». Ю. С. Насыров (1956) также настойчиво отстаивает точку зрения, что высокая интенсивность дыхания благодаря связи с ростом и фотосинтезом не грозит уменьшением урожая: больше будет дыхание — больше листовая площадь и интенсивность фотосинтеза, а следовательно, и продуктивность фотосинтеза. В связи с этим интересно отметить, что среди дикорастущих растений те виды, которые имеют высокую интенсивность фотосинтеза, отличаются и интенсивным дыханием (Заленский, 1954, 1956).

Формулируя новую для того времени концепцию в теории продуктивности — концепцию листового индекса (согласно которой для получения максимальной продуктивности необходимо прежде всего оптимальное значение листового индекса), D. Watson (1952) не отметил, что к ее возникновению привели исследования не только фотосинтеза, но и дыхания. Но несомненно, что результаты изучения дыхания, в частности данные о связи дыхания и роста, влияли на общее направление идей в области продуктивности растений. Дыхание привлекается и для объяснения основного в этой концепции показателя — оптимальной величины листового индекса. Так, T. Takeda (1961) приводит график изменений фотосинтеза, дыхания и прироста биомассы у растений в посеве (рис. 1, *А*) и дает ему объяснение, которое хорошо отражает взгляды тех лет: «увеличение листового индекса сверх определенного его значения приводит к усилению взаимного затенения листьев, вследствие чего фотосинтез растений достигает плато и уже не может возрастать. Что же касается дыхания, то при достижении фазы трубкования нефотосинтезирующие органы представляют уже бóльшую часть от общего веса растения . . . и поглощение CO_2 в дыхании увеличивается. Поскольку дыхание возрастает пропорционально увеличению листовой площади, . . . то соотношение ΔW (прирост биомассы) и S (листовая площадь) выражается загибающейся кривой» (стр. 435). Как видно из этой цитаты, само наличие оптимального значения листового индекса объясняется рядом авторов (Saeki, 1960; Takeda, 1961; Monteith, 1965, и др.) ходом не только фотосинтеза по мере нарастания листьев, но и дыхания.

В имеющей большое значение для всей концепции дискуссии о том, как соотносятся оптимальное и максимально возможное у данного фитоценоза значения листового индекса, исследования по дыханию также играли решающую роль. Если у нижних затененных в сомкнутом травостое листьев дыхание превышает фотосинтез, то эти листья быстро отомрут (так думали Saeki, 1960, и др.), если же газообмен нижних листьев находится на компенсационном пункте (по мнению Verhagen et al., 1963, и др.), то затененные листья могут дольше существовать и, следовательно, нарастающая новая листва будет увеличивать листо-

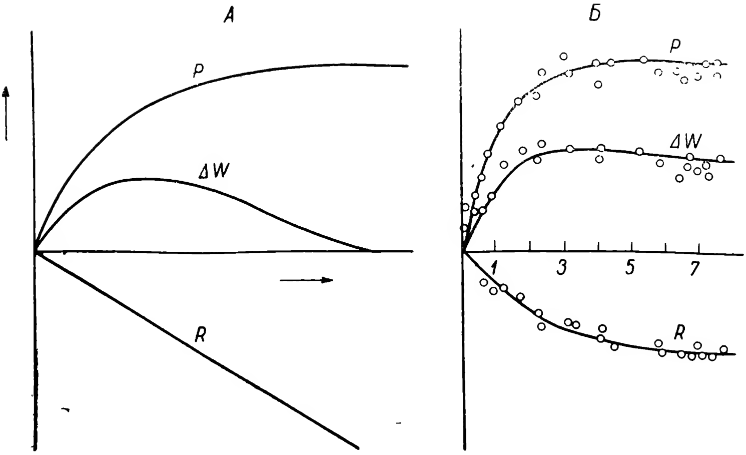


Рис. 1. Соотношение фотосинтеза P, дыхания R и прироста биомассы ΔW при увеличении листового индекса растения.

А — классическое представление о ходе этих процессов, объясняющее появление оптимальной величины листового индекса (схема, по: Takeda, 1961); *Б* — экспериментальные данные, свидетельствующие о зависимости дыхания от фотосинтеза (McCree, Troughton, 1966b). *На оси абсцисс* — листовой индекс, *на оси ординат* — г $CO_2 \cdot м^{-2} \cdot сутки^{-1}$.

вой индекс. В таком случае его максимальное значение может существенно отличаться от оптимального.

Из сказанного видно, что данные о дыхании были необходимы для понимания продукционного процесса, но вместе с тем таких данных было получено еще мало и приходилось делать более или менее произвольные допущения и использовать недостаточно точные сведения. Часто эти сведения были почерпнуты из исследований, проведенных на отдельных (отделенных) листьях, а не на целых растениях в посеве. Отсюда, по-видимому, вытекает и убеждение, что дыхание прямо пропорционально массе листьев, и заниженная оценка дыхательных затрат целого растения, которые в то время приравнивались 20 (De Witt, 1959), 20—25 (Ничипорович, 1955) или 33% (Loomis, Williams, 1963) от гросс-фотосинтеза вместо доказанных теперь 40—70.

Особенно ярко проявилось влияние исследований дыхания на развитие теории фотосинтетической продуктивности в конце 60-х годов. В это время было показано, что у фитоценозов многих культурных растений (рис, пшеница, люцерна, клевер белый, хлопчатник и др.) нет оптимального значения листового индекса и с увеличением этого показателя продуктивность растений не снижается, а выходит на плато. Объяснение этому дали исследования, уточнившие характер вегетационных изменений дыхания целого растения в посеве (Ludwig et al., 1965; McCree, Troughton, 1966a, b; King, Evans, 1967; Cock, Yoshida, 1973). Оказалось, что дыхание возрастает не прямо пропорционально увеличению листового индекса или сырой массы растения, как это считали ранее, изображая его ход прямой линией. При определенной величине листового индекса дыхание, так же как и фотосинтез, выходит (или почти выходит) на плато. Из рис. 1, *Б* видно, что при таком ходе дыхания кривая, отображающая скорость накопления биомассы, не имеет перегиба (максимума) и, следовательно, нет соответствующей этому максимуму точки — оптимального значения листового индекса (De Witt et al., 1970; Loomis, Gerakis, 1975; Evans, 1975).

Уточнение хода изменений дыхания в связи с нарастанием биомассы и листовой площади в посеве имело важные последствия. Хотя в дальнейшем были выявлены и другие причины отсутствия оптимального листового индекса и определены условия, в которых он все же наблюдается (см. Yoshida, 1972), концепция в целом не выдержала удара, нанесенного ей, в частности, исследованиями дыхания. Так что первым следствием этих исследований было формирование на основе всех данных о влиянии на продуктивность количественной, морфологической и пространственной характеристики листового аппарата новой, обоб-

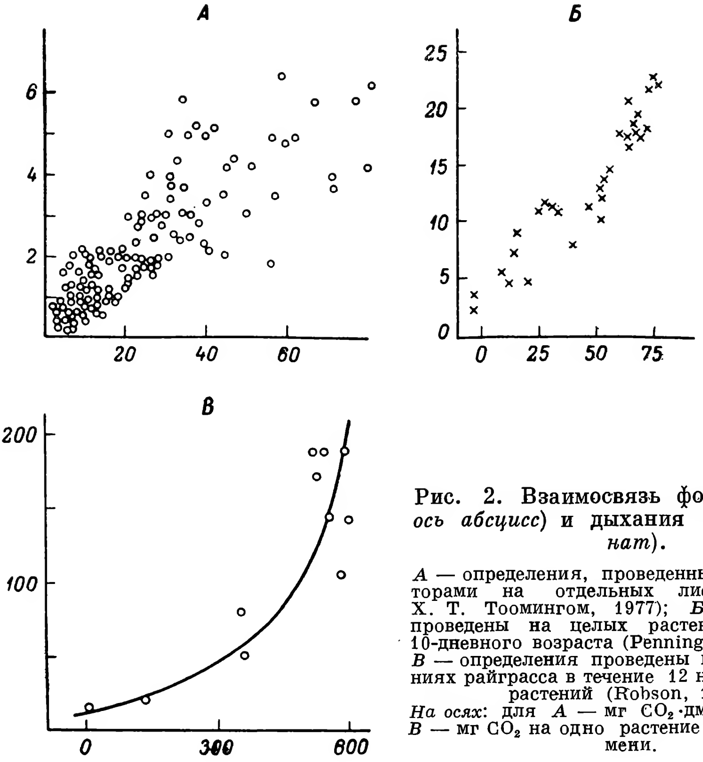


Рис. 2. Взаимосвязь фотосинтеза (*P*, *ось абсцисс*) и дыхания (*R*, *ось ординат*).

А — определения, проведенные многими авторами на отдельных листьях (собраны Х. Т. Тоомингом, 1977); *Б* — определения проведены на целых растениях кукурузы 10-дневного возраста (Penning de Vries, 1972); *В* — определения проведены на целых растениях райграсса в течение 12 недель развития растений (Robson, 1973).

На осях: для *А* — мг $CO_2 \cdot дм^{-2} \cdot ч^{-1}$, для *Б*, *В* — мг CO_2 на одно растение в единицу времени.

щающей все прежние представления концепции идеального типа растения (см. Donald, 1968; Nichiporovich, 1975).

Вторым следствием было важное для познания самого процесса дыхания выявление на целом растении соответствия между интенсивностью фотосинтеза и дыхания, которое часто отмечалось в опытах с отдельными листьями (рис. 2, *А*). Это соответствие значило, что дыхание зависит не только от количества дышащей массы, но и от фотосинтеза. Через несколько лет K. McCree (1970) выразил эту зависимость уравнением

$$R = k_1 P + cW,$$

где R — количество выделенной растением за сутки углекислоты, P — гросс-фотосинтез, W — биомасса растения, а k_1 и c — эмпирические коэффициенты. Выращивая клевер белый в климатической камере, он затем менял растениям разного размера (возраста) интенсивность освещения на более слабую и измерял фотосинтез (12 ч света) и дыхание (12 ч темноты, а также короткий перерыв в освещении днем). По полученным данным были построены графики зависимости между величинами гросс-фотосинтеза (ось абсцисс) и дыханием (ось ординат), выраженными в одинаковых единицах (г CO_2 на $м^2$ в сутки). Получилось семейство прямых, идущих под углом к оси абсцисс, этот угол выражал коэффициент k_1, а отрезок ординаты, отсекаемый продолжением полученных прямых (экстраполяция к нулевому приросту), — это cW. Написанное McCree уравнение послужило формальным основанием для разделения дыхания растения на функциональные составляющие — дыхание роста и дыхание поддержания. Это разделение имело большое значение для дальнейшего развития исследований по дыханию как фактору продуктивности, а самый факт прямолинейной зависимости дыхания от фотосинтеза привел к представлению о том, что регуляция дыхания целого растения осуществляется путем изменения количества ассимилятов, определяющего темп прироста структурной биомассы (рис. 2, *Б*).

Рассмотрим далее, какую роль играло изучение дыхания в становлении одной из ведущих современных концепций в теории фотосинтетической продуктивности — концепции атрагирующих центров, согласно которой интенсивность работы фотосинтетического аппарата определяется атрагирующей силой растущих органов (см. Wareing, Patrick, 1975; Мокроносов, 1981).

Эта концепция возникла как логическое развитие теории фотосинтетической продуктивности, и потому первой ее основой были все предыдущие представления о ведущих факторах продуктивности (о роли изучения дыхания в эволюции этих представлений уже говорилось). Вторую основу концепции атрагирующих центров дало слияние двух гипотетических представлений о регуляции фотосинтеза внутренними факторами. Одно из них было предложено еще Бусенго и развито затем Эвартом, Сапожниковым, Курсановым и др. (см. Neales, Incoll, 1968) и гласило, что фотосинтез подавляется при накоплении его продуктов. Второе — очень близкое, высказанное Любименко и затем Вентом, касалось связи между изменениями фотосинтеза и изменениями скорости роста и говорило о том, что прекращение роста подавляет фотосинтез (см. Sweet, Wareing, 1966). Оба эти представления как будто бы касаются только фотосинтеза. Но их экспериментальная проверка непременно включает определение обоих элементов газообмена растения — и фотосинтеза, и дыхания. Действительно, для того чтобы показать воздействие того или иного фактора на фотосинтез, следует выявить изменения «истинного» (а не «кажущегося») фотосинтеза целого растения, что требует определения дыхания. Поэтому основоположники концепции атрагирующих центров практически всегда проводили определения и дыхания. Эти определения носили не только «прикладной» характер, т. е. служили для вычисления «истиного фотосинтеза», но и вскрывали внутренние связи между дыханием и оттоком, ростом, фотосинтезом, в частности позволили осознать связь между атрагирующей силой органа и интенсивностью его дыхания. Механизм этой связи в разные годы понимался по-разному. Сначала значение придавалось лишь тому, что в дыхании происходит трата ассимилятов. В ряде работ по выявлению влияния внутренних факторов на фотосинтез изменение затрат на дыхание (путем помещения объекта в темноту) использовалось в качестве экспериментального приема для уменьшения количества накопленных ассимилятов. В дальнейшем внутренняя связь дыхания с атрагирующей силой подвергалась специальным исследованиям (см. ниже).

Таким образом, в период формирования концепции атрагирующих центров определения дыхания были, как это уже говорилось, «равноправными» с определениями фотосинтеза, хотя это и не отражено в литературе, посвященной теории фотосинтетической продуктивности.

Позднее, при углубленной разработке концепции атрагирующих центров, исследования дыхания приобрели еще большее значение. Основным физиологическим вопросом этой концепции являлся (и до сих пор остается — см. Pinto, 1980; Herold, 1980) вопрос о том, каков механизм связи между участниками «транспортного трио» — источником ассимилятов (донором), проводящей системой и органом, в который поступают ассимиляты (атрагирующим центром)? Для решения этого вопроса надо прежде всего выяснить роль каждого участника в транспорте ассимилятов. Здесь и выступают на первый план исследования дыхания.

Представление о том, что сама проводящая система играет активную роль в транспорте ассимилятов (Курсанов, 1976), обосновывается главным образом данными по дыханию. Так, опыты показали, что элементы проводящей системы, во-первых, отличаются высокой интенсивностью дыхания, во-вторых, торможение их дыхания (ядами, анаэробными условиями, низкой температурой) обычно приводит к подавлению транспорта, в-третьих, искусственное усиление транспорта (например, путем введения сахаров извне) связано с усилением дыхания.

Интересно отметить, что оппозиция идее об активном участии проводящих тканей в транспорте ассимилятов также основывается на определениях дыхания. Речь идет о так называемом адаптационном эффекте, суть которого состоит в том, что подавленный низкой температурой транспорт ассимилятов через некоторое время восстанавливается, а дыхание проводящих тканей остается на низком уровне (Coulson et al., 1972). Однако поскольку транспорт определяется не только активностью самой проводящей системы, наличие у ряда видов растений адаптационного эффекта, вне зависимости от его механизма, не может опровергнуть изложенного выше представления.

Определения дыхания второго участника «транспортного трио» — донорных органов в основном имело целью вычленить влияние накопления ассимилятов на истинный фотосинтез (см., например, King et al., 1967). Насколько важно было осуществить эти определения, видно хотя бы из того, что J. Warren-Wilson (1966), который одним из первых сформулировал основные положения концепции атрагирующих центров, обсуждая причины снижения неттофотосинтеза при накоплении ассимилятов, прежде всего называл усиление дыхания. В настоящее время роль дыхания в транспорте ассимилятов из органа-донора понимается как снабжение энергией активных процессов загрузки флоэмы (см. Курсанов, 1976; Pinto, 1980).

Что касается дыхания атрагирующих центров, то, как уже указывалось, было замечено, что те воздействия, которые приводят к усилению дыхания, усиливают и приток ассимилятов. Однако прямые определения дыхательного газообмена то подтверждали такую связь (Fujiwara, Suzuki, 1961; Damisch, 1974, и др.), то отрицали (Nichols, Ho, 1979, и др.). Противоречивость экспериментальных данных может быть понята, если учесть и множественность движущих сил транспорта и то, что дыхание состоит из разных функциональных составляющих.

Вопрос о том, как отдельные составляющие дыхания связаны с транспортом ассимилятов в атрагирующий центр, исследуется и в настоящее время. Первым указанием на такую связь у дыхания роста, по-видимому, можно считать слова J. Warren-Wilson о том, что атрагирующая способность органов зависит от роста не только из-за использования ассимилятов в процессах собственно роста (построения биомассы), но и из-за потребления их в сопровождающем рост сильном дыхании. Интересное развитие этого указания содержится в недавней работе F. Penning de Vries с соавторами (1979). Исходя из установленной ранее жесткой количественной связи между дыханием роста и новообразованием структурной биомассы, авторы пришли к выводу, что интенсивность дыхания роста позволяет судить о скорости прироста растущего (атрагирующего) центра или даже всего растения. При этом они рекомендуют находить величину дыхания роста по разности между суммарным дыханием, определяемым газометрически, и дыханием поддержания, которое, по их мнению, можно рассчитать путем экстраполяции графика зависимости суммарного дыхания от содержания резервных углеводов до нулевого значения их концентрации в тканях.

Помимо дыхательных затрат, связанных с ростом атрагирующего центра, дыхание обеспечивает энергией поступление (разгрузку флоэмы) и компартментацию ассимилятов (Курсанов, 1976; Giaquinta, 1978) в его клетках. Таким образом, активная роль атрагирующего центра в транспорте ассимилятов тесно сопряжена с дыханием.

Однако роль исследований дыхания в развитии концепции атрагирующих центров не ограничивается выяснением механизма транспорта ассимилятов. Развитие этой концепции в последнее время заключается во введении понятия фондов ассимилятов (см. Мокроносов, 1978). Отложение ассимилятов в запасных фондах осложняет прямые связи между накоплением продуктов фотосинтеза и интенсивностью этого процесса, а также между изменениями фотосинтеза, дыхания и роста. Поэтому выявление этих фондов и оценка степени их заполнения, т. е. динамика содержания в них ассимилятов, представляют задачу большой теоретической и практической значимости. Возможность подойти к такой оценке фондов запасных ассимилятов в целом растении дало разделение дыхания на функциональные составляющие (Moldau, Karolin, 1977). Уже получены интересные данные о том, что недостаточное водоснабжение увеличивает степень наполнения фондов ассимилятов (Молдау и др., 1980).

Чтобы еще раз подтвердить вывод о том, что основные вопросы концепции атрагирующих центров исследуются путем определения не только фотосинтеза и самого транспорта ассимилятов, но и дыхания, и что идеи, которые появляются в исследованиях дыхания, используются при разработке этой концепции, кратко остановимся на работе W. Hunt, R. Loomis (1979). Эти авторы предложили для сахарной свеклы модель роста и распределения ассимилятов по органам. В этой модели они исходили из того, что суммарный дыхательный газообмен растения состоит из двух компонент — дыхания роста и дыхания поддержания. С помощью модели показано, как изменения величин коэффициента дыхания роста или коэффициента дыхания поддержания влияют на конечный урожай и распределение ассимилятов по органам. Значения этих коэффициентов варьировали лишь в тех пределах, в которые укладываются все известные их величины. Оказалось, что при этом изменяются не только величина суммарного дыхания и биомассы, но и распределение ассимилятов между корнеплодом и надземной частью растения. Таким образом, было продемонстрировано, что даже небольшие изменения в дыхании должны оказывать серьезное влияние на весь продукционный процесс растения.

Перейдем к концепции идеального типа растения, согласно которой максимальная продуктивность возможна лишь при определенной морфофизиологической характеристике растения. Утверждение о том, что нельзя сконструировать идеальное растение, не учитывая дыхания всех его органов, уже не раз появлялось в литературе. Мы не будем доказывать это в общем-то очевидное положение, а лишь отметим, в чем особенно сильно проявляется влияние дыхания.

Как известно, растение идеального типа (смоделированное согласно определенной идее — Donald, 1968) должно иметь не только заданную площадь листьев, но и их толщину, размер и наклон по отношению к земной поверхности, а также взаимное расположение, определяющее насыщение пространства листовой массой. Это требует соответствующего размера и толщины (прочности) стебля. Поскольку, помимо светлого периода суток, есть и ночь, необходимо оценивать все параметры надземной массы растения в связи не только с фотосинтезом, но и с дыханием. Большое значение, которое имеет длительность жизни отдельных листьев (Ничипорович, 1966), определяется опять же тем, что от нее зависит не только период их активной ассимиляционной работы, но и количество затраченных в дыхании ассимилятов. Именно поэтому и возникает требование, чтобы у злаков верхние листья, длительно остающиеся в условиях хорошего освещения, долго сохранялись в активном состоянии, а нижние, затемняемые при смыкании растений, в начале вегетации быстро разворачивались и начинали ассимилировать и быстро отмирали при затенении. Это последнее требование вытекает не только из стремления уменьшить дыхательные затраты самих уже не фотосинтезирующих листьев. В дыхании нижних затененных частей растения могут использоваться в качестве дыхательного материала предшественники веществ клеточных стенок, в результате чего будет меньше опорная сила стебля и может появиться опасность полегания растений (см. Куперман, Хитрово, 1980).

При моделировании растения идеального типа необходимо учитывать дыхание не только надземной части, но и корневой системы. При сравнении большого набора разных сортов и видов злаков было замечено (Scheibe, Meyer zu Drewer, 1959), что чем растение менее требовательно к условиям произрастания, тем выше дыхательные затраты корней, так как увеличивается корневая система и возрастает интенсивность дыхания единицы их массы. Высокая дыхательная цена стойкости растения к неблагоприятным факторам среды сейчас уже не только предполагается на основании теоретических соображений (Penning de Vries, 1975; Куперман, Хитрово, 1977), но и находит чисто экспериментальные подтверждения (Семихатова и др., 1979; Молдау и др., 1980). Этого нельзя не учитывать при создании модельного растения для определенных условий обитания.

Следует отметить еще один момент, пока мало привлекающий внимание исследователей. Это — дыхательные затраты при использовании временно депонированных ассимилятов. У злаков, в частности у пшеницы, при наливе зерна мобилизуются ассимиляты, ранее отложившиеся в стебле. Участие этих ассимилятов в формировании зерна у различных видов и сортов злаков различно, у некоторых оно имеет существенное значение (Stoy, 1965; Кумаков, 1979; Нальборчик, 1980). Однако передислокация пластического материала требует немалых энергетических расходов. Так, передвижение из органа-депонента в растущий орган 11 мг азота «стоит» 30 мг сухого вещества, затраченного на дыхание (см. Bhatia, Rabson, 1976); транспорт сахарозы так же «дорог»: по данным M. Canny (1960), флоэма расходует на дыхание от 0.3 до 5% проходящих через нее сахаров. Следовательно, для использования депонированных ассимилятов требуется достаточно сильное дыхание, с чем также необходимо считаться при формировании растения идеального типа.

Итак, говоря о продукционном процессе растений, нельзя не уделять самого серьезного внимания дыханию. Взгляды на этот процесс в настоящее время значительно изменились. Осознание неразрывной связи дыхания с ростом и с оттоком похоронило старое мнение о том, что дыхание растения надо всячески подавлять, чтобы получить большой урожай биомассы. Стало ясно, что, наоборот, желательна его интенсификация в некоторые периоды жизни растения. Возникло представление о необходимости оптимизации дыхания. В 1972 г. А. А. Ничипорович писал: «Современные работы по повышению продуктивности растений входят в такую стадию, когда дальнейшее движение вперед требует разработки обобщающей комплексной теории продуктивности, которая включала бы и другие факторы, помимо принимавшихся во внимание и подвергавшихся оптимизации до последнего времени» (с. 513). К числу таких факторов принадлежит дыхание.

Рассмотрим, какие вопросы решаются в настоящее время — и, очевидно, будут исследоваться еще и в ближайшем будущем — на пути разработки теоретических основ оптимизации дыхания.

Первый вопрос — это механизм регуляции дыхания растения. Общепризнано, что в основе этой регуляции лежит потребность метаболизма в энергии, а осуществляется она путем изменения концентрации адениловых (и пиридиновых) нуклеотидов. Однако это относится к клеточному и тканевому уровням организации. Что касается целого растения, то, как уже было сказано, многие исследователи приходят к заключению, что регулирует дыхание организма количество ассимилятов. Если вслед за J. Farrar (1980) посмотреть на это с позиций концепции атрагирующих центров, то получается, что тканевое дыхание регулирует sink, а организменное — source. Очевидно, необходимы дальнейшие исследования. Но поскольку в ряде случаев влияние количества ассимилятов на дыхание отчетливо проявляется и у отдельного листа, можно думать, что характер регуляции дыхания зависит не столько от уровня организации, сколько от того конкретного соотношения между способностью к росту и фотосинтезом, которое складывается у растения в данных условиях. Это подтверждают отклонения от прямолинейной зависимости между фотосинтезом и дыханием у целого растения (Головко, Семихатова, 1980).

Для выявления регуляции дыхания количеством ассимилятов обычно проводятся одновременные исследования изменений фотосинтеза и дыхания в связи с онтогенезом или каким-нибудь экспериментально изменяемым фактором. Кроме того, в последнее время активно исследуется потребление в дыхании целого растения вновь образующихся или ранее синтезированных и временно депонированных ассимилятов (Challa, 1976; Gordon et al., 1980; Farrar, 1980, и др.). Вместе с тем несомненно, что не только фотосинтез влияет на дыхание, но и дыхание воздействует на фотосинтез. Эта вторая сторона взаимоотношений разбираемых процессов сейчас еще привлекает меньше внимания исследователей, и нет еще решающих данных, которые позволили бы судить о механизме действия дыхания на фотосинтез. Поэтому об этом пока говорят в самой общей форме (Ried, 1970; Damisch, 1974; Семихатова, 1980). По-видимому, влияние разбираемых процессов друг на друга может осуществляться не только посредством конечных ассимилятов, но и других общих для обоих процессов веществ — АТФ, АДФ, $Ф_н$, пиридин-нуклеотиды и т. д. На клеточном уровне эти вещества могут оказывать прямое воздействие на оба процесса, на организменном — приходится допускать участие в регуляции каких-то быстро транспортируемых посредников. Влияние дыхания поддержания на фотосинтез может быть более сильным, чем дыхания роста, так как первое связано непосредственно с обновлением «работающих» структур клеток — ферментов и мембран.

Второй вопрос — это физиологическая роль (физиологическое содержание) дыхания на поддержание. На него в начале 70-х годов были перенесены прежние представления о желательности уменьшения дыхания. Сейчас дыхание на поддержание подвергается более детальному изучению. Вслед за Penning de Vries ряд авторов исследуют связи дыхания на поддержание с азотным обменом растения (Bhatia, Rabson, 1976; Jones et al., 1978; Hunt, Loomis, 1979; Хитрово, Куперман, 1980), со стойкостью к неблагоприятным факторам (Семихатова и др., 1979; Молдау и др., 1980). Сделана попытка выделить функциональную составляющую, обеспечивающую процессы реутилизации пластических веществ в растении (Куперман и др., 1981). В дыхание на поддержание (выделенное различными методами) практически всегда входит так называемое свободное, т. е. не сопряженное с образованием АТФ, дыхание. Некоторые авторы считают, что оно может достигать значительной доли суммарного дыхания всего растения (Zelitch, 1975) или только корней (Lambers, 1979), поэтому его уменьшение рассматривают как резерв для увеличения продуктивности растения. Однако, по-видимому, более правы те авторы, которые говорят об этом типе дыхания не как о «не имеющем физиологического смысла», а как о «не имеющем пока известного нам физиологического смысла». Его возможные функции обсуждаются (Semikhatova, 1970; Charles-Edwards, 1975; Семихатова, 1980). Очевидно, пока не выяснена его физиологическая роль, остается открытым вопрос о том, следует ли (и можно ли) стремиться к его уменьшению.

Названные крупные вопросы теоретического плана, конечно, не исчерпывают всего объема проблемы дыхания как фактора продуктивности. Этот объем, попытка сформулировать который была предпринята нами раньше (Семихатова, 1978; Головко, Семихатова, 1980), увеличивается по мере появления новых фактов и идей. Остаются и некоторые «задолженности» прошлого, к числу которых, по-видимому, относится количественная характеристика дыхательных затрат различных растений и их органов в разных условиях обитания. Новые вопросы возникают в каждой крупной экспериментальной работе. Темп решения их, по-видимому, возрастет, когда исследователи дыхания как фактора продуктивности еще больше сблизятся с учеными-фотосинтетиками, разрабатывающими теорию фотосинтетической продуктивности.

ЛИТЕРАТУРА

Алексеев А. М. (1937). Физиологические основы влияния засухи на растения. Уч. зап. Казанск. унив., 97, 5—6. — Бриллиант В. А., Горбунова Г. С. (1955). Эколого-физиологическая направленность в изучении фотосинтеза и его продуктивности. Тр. Инст. физиол. раст. им. К. А. Тимирязева, 10. — Головко Т. К., Семихатова О. А. (1980). Изучение дыхания как фактора продуктивности растения (на примере клевера красного). Физиол. биохим. культ. раст., 12, 1. — Данилов А. Н. (1939). Влияние света на дыхание растений и связь последнего с фотосинтезом. В кн.: Президенту Академии наук В. Л. Комарову. М., Изд. АН СССР. — Заленский О. В. (1954). Фотосинтез растений в естественных условиях. В кн.: Вопросы ботаники. М., Изд. АН СССР. — Заленский О. В. (1956). Об эколого-физиологическом изучении факторов продуктивности дикорастущих многолетних растений. В кн.: Академику В. Н. Сукачеву к 75-летию со дня рождения. М.; Л., Изд. АН СССР. — Иванов Л. А. (1941). Фотосинтез и урожай. В кн.: Сборник работ по физиологии растений памяти К. А. Тимирязева. М.; Л., Изд. АН СССР. — Кокин А. Я. (1926). О факторах, определяющих специфическую энергию накопления сухого вещества у зеленых растений. Изв. Гл. бот. сада СССР, 25, 4. — Кумаков В. А. (1979). Значение реутилизации в наливе зерна различных сортов яровой пшеницы. Докл. ВАСХНИЛ, 8. — Куперман И. А., Семихатова О. А., Хитрово Е. В. (1981). Сопоставление методов разделения дыхания на составляющие. Физиол. биохим. культ. раст., 13, 6. — Куперман И. А., Хитрово Е. В. (1977). Дыхательный газообмен как элемент продукционного процесса растений. Новосибирск, Наука. — Куперман И. А., Хитрово Е. В. (1980). Дыхательный газообмен и продуктивность агрофитоценозов. Сельхоз. биология, 15, 2. — Курсанов А. Л. (1976). Транспорт ассимилятов в растении. М., Наука. — Мокроносов А. Т. (1978). Эндогенная регуляция фотосинтеза в целом растении. Физиол. раст., 25, 5. — Мокроносов А. Т. (1981). Онтогенетический аспект фотосинтеза. М., Наука. — Молдау Х. А., Сыбер Я. Х., Рахи М. О. (1980). Компоненты темнового дыхания фасоли при дефиците воды. Физиол. раст., 27, 1. — Нальборчик Э. Я. (1980). Роль фотосинтеза различных органов в формировании урожая. Тез. докл. совещ.: Адаптивные реакции в формировании и активности фотосинтетического аппарата. Пущино, Изд. науч. центра биол. исслед. — Насыров Ю. С. (1956). Фотосинтез и урожай хлопчатника. Тр. Инст. бот. АН ТаджССР, 60. — Ничипорович А. А. (1955). Световое и углеродное питание растений (фотосинтез). М., Изд. АН СССР. Ничипорович А. А. (1966). Задачи работ по изучению фотосинтетической деятельности растений как факторе продуктивности. В кн.: Фотосинтезирующие системы высокой продуктивности. М., Наука. — Ничипорович А. А. (1972). Фотосинтетическая деятельность растений и пути повышения их продуктивности. В кн.: Теоретические основы фотосинтетической продуктивности. М., Наука. — Ничипорович А. А. (1977). Теория фотосинтетической деятельности растений. В кн.: Теоретические основы повышения продуктивности растений. Итоги науки и техники. Физиология растений, 3. М., ВИНИТИ. — Ничипорович А. А. (1979). Энергетическая эффективность фотосинтеза и продуктивность растений. Пущино, Изд. науч. центра биол. исслед. — Семихатова О. А. (1978). Дыхание как элемент продукционного процесса дикорастущих растений. Тез. докл. VI делегат. съезда ВБО. Л., Наука. — Семихатова О. А. (1980). Энергетические аспекты интеграции физиологических процессов в растении. Физиол. раст., 27, 5. — Семихатова О. А., Иванова Т. И., Головко Т. К. (1979). Дыхание на поддержание структуры клеток у арктических растений. Физиол. раст., 26, 5. — Тооминг Х. Г. (1977). Солнечная радиация и формирование урожая. Л., Гидрометеоиздат. — Хитрово Е. В., Куперман И. А. (1980). Влияние минерального питания на соотношение между характеристиками дыхательного газообмена растений, рассчитанными на основе белкового азота и сухой биомассы. Физиол. биохим. культ. раст., 12, 3. — Чесноков В., Гречухина О., Ермолаева Е. (1932). Причина выделения больших количеств углекислого газа на свету листьями зеленых растений. Тр. Лен. общ. естествоисп., 61, 3—4. — Bhatia C. R., Rabson R. (1976). Bioenergetic considerations in cereal breeding for protein improvement. Science, 194, 4272. — Canny M. J. (1960). The breakdown of sucrose during translocation. Ann. Bot., 24, 95. — Challa H. (1976). An analysis of the diurnal course of growth, carbon dioxide exchange and carbohydrate reserve content of cucumbers. Dis. Wageningen. — Charles-Edwards D. A. (1975). Efficiency and expenditure in plant growth. Ann. Bot., 39, 159. — Cock J. H., Yoshida S. (1973). Photosynthesis, crop growth and respiration of tall and short rice varietties. Soil Sci. Plant Nutr., 19, 1. — Coulson C. L., Christy A. L., Cataldo D. A., Swanson C. A. (1972). Carbohydrate translocation in sugar beet petiols in relation to petiol respiration and adenosin-5-triphosphate. Plant Physiol., 49, 6. — Damisch W. (1974). Die Photosynthese in der Kornfullunsperiode und ihre Beziehung zum Stoffzuwachs bei Winterweizen. Photosynthetica, 8, 4. — Donald C. M. (1968). The breeding of crop ideotypes. Euphytica, 17, 3. — Evans L. T. (1975). Beyond photosynthesis — the role of respiration, translocation and growth potential in determining productivity. In: Photosynthesis and productivity in different environments. Intern. Biol. Progr., 3. Cambridge etc. — Farrar J. F. (1980). The pattern of respiration rate in the vegetative barley plant. Ann. Bot., 46, 1. — Fujiwara A., Suzuki M. (1961). Effect of temperature and light on the translocation of photosynthetic products. Tohoku J. Agr. Res., 12, 4. — Giaquinta R. (1978). Sourse and sink leaf metabolism in relation to phloem transport. Plant Physiol., 61, 6. — Gordon A. J., Ryle G. J. A., Powell C. E., Mitchell D. (1980). Export, mobilization and respiration of assimilates in uniculm barley during night and darkness. J. Exp. Bot., 31, 121. — Herold A. (1980). Regulation of photosynthesis by sink activity — the missing link. New Phytol., 86, 2. — Huber B., Polster H. (1955). Zur Frage der physiologischen Ursachen der unterschiedlichen Stofferzeugung von Poppelklonen. Biol. Zbl., 74, 7—8. — Hunt W. F., Loomis R. S. (1979). Respiration modelling and hypothesis testing with dynamic model of sugar beet growth. Ann. Bot., 44, 1. — Jones M. B., Leafe E. L., Stiles W., Collet B. (1978). Pattern of respiration of a perannial ryegrass crop in the field. Ann. Bot., 42, 179. — King R. W., Evans L. T. (1967). Photosynthesis in artificial communities of wheat, lucerne and subterranean clover plants. Austral. J. Biol. Sci., 20, 3. — King R. W., Wardlaw J. F., Evans L. T. (1967). Effect of assimilate utilization on photosynthesis rate in wheat. Planta, 77, 3. — Lambers H. (1979). Energy metabolism in higher plants in different environments. Rijksuniversiteit te Groningen. — Loomis R. C., Gerakis P. A. (1975). Productivity of agricultural ecosystems. In: Photosynthesis and productivity in different environments. Intern. Biol. Progr., 3. Cambridge etc. — Loomis R. C., Williams W. A. (1963). Maximum crop productivity: an estimate. Crop Sci., 3, 1. — Ludwig L. J., Saeki T., Evans L. T. (1965). Photosynthesis in artificial communities of cotton plants in relation to leaf area. Austral. J. Biol. Sci., 18, 6. — Mc Cree K. J. (1970). An equation for the rate of respiration of white clover plants grown under controlled conditions. In: Prediction and measurement of photosynthetic productivity. Wageningen. — McCree K. J., Troughton J. H. (1966a). Prediction of growth rate at different light levels from measured photosynthesis and respiration rates. Plant Physiol., 41, 4. — McCree K. J., Troughton J. H. (1966b). Non-existence of an optimum leaf area index for the production rate of white clover grown under constant conditions. Plant Physiol., 41, 10. — Moldau H., Karolin A. (1977). Effect of the reserve pool on the relationship between respiration and photosynthesis. Photosynthetica, 11, 1. — Monteith J. L. (1965). Light distribution and photosynthesis in field crops. Ann. Bot., 29, 113. — Neales T. F., Incoll L. D. (1968). The control of leaf photosynthesis rate by the level of assimilates concentration in the leaf: a review of the hypothesis. Bot. Rev., 34. — Nichiporovich A. A. (1975). The genetics of photosynthesis and rational means of breeding highly productive plants. In: Genetic aspects of photosynthesis. Junk publishers, the Hague. — Nichols R., Ho L. C. (1979). Respiration, carbon balance and translocation of dry matter in the corolla of rose flowers. Ann. Bot., 44, 1. — Penning de Vries F. W. T. (1972). Respiration and growth. In: Crop processes in controlled environments. London—N. Y. — Penning de Vries F. W. T. (1975). The cost of maintenance processes in plant cells. Ann. Bot., 39, 1. — Penning de Vries F. W. T., Witlage J. M., Kramer D. (1979). Rates of respiration and of increase in structural dry matter in young wheat, ryegrass and maize plants in relation to temperature, to water stress and to their sugar content. Ann. Bot., 44, 5. — Pinto C. (1980). Régulation de la photosynthèse par la demand d'assimilats: mécanismes possibles. Photosynthetica, 14, 4. — Ried A. (1970). Energetic aspects of

the interaction between photosynthesis and respiration. In: Prediction and measurement of photosynthetic productivity. Wageningen. — Robson M. J. (1973). The growth and development of simulated swards of perennial ryegrass. II. Carbon assimilation and respiration in seedling sward. Ann. Bot., 37, 151. — Saeki T. (1960). Interrelationship between leaf amount, light distribution and total photosynthesis in a plant community. Bot. Mag. Tokyo, 73, 860. — Semikhatova O. A. (1970). Energy efficiency of respiration under unfavourable conditions. In: Prediction and measurement of photosynthetic productivity. Wageningen. — Scheibe A., Meyer zu Drewer H. (1959). Vergleichende Untersuchungen zur Atmungsintensität der Wurzeln unterschiedlicher Genotypen bei Getreidearten. Z. Acker u. Pflanzenbau, 108. — Stoy V. (1965). Photosynthesis, respiration and carbohydrate accumulation in spring wheat in relation to yield. Physiol. Plantarum, Suppl., 4. — Sweet G. B., Wareing P. F. (1966). Role of plant growth in regulating photosynthesis. Nature, 210, 5031. — Takeda T. (1961). Studies on the photosynthesis and productivity of dry matter in the community of rice plants. Jap. J. Bot., 17, 3. — Verhagen A. M. W., Wilson J. H., Britten E. J. (1963). Plant production in relation to foliage illumination. Ann. Bot., 27, 108. — Wareing P. F., Patrick J. (1975). Source-sink relations and the partition of assimilates in the plant. In: Photosynthesis and productivity in different environments. Intern. Biol. Progr., 3. Cambridge etc. — Warren-Wilson J. (1966). An analysis of plant growth and its control in arctic environments. Ann. Bot., 30, 119. — Watson D. J. (1952). The physiological basis of variation in yield. Adv. Agr., 4. — Witt, de C. T. (1959). Potential photosynthesis of crop surfaces. Neth. J. Sci., 7. — Witt, de C. T., Brouwer R., Penning de Vries F. W. T. (1970). The simulation of photosynthetic systems. In: Prediction and measurement of photosynthetic productivity. Wageningen. — Yoshida S. (1972). Physiological aspects of grain yield. Ann. Rev. Plant Physiol., 23. — Zelitch J. (1975). Improving the efficiency of photosynthesis. Science, 5.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 15 IX 1981.

SUMMARY

The studies on dark respiration proved to be of great importance for the development of the theory of photosynthetic productivity. The role of the studies on respiration was especially significant during the elaboration of the concept of the ideal plant type and the source-sink concept. The problems of primary importance for the optimization of plant respiration are outlined.

УДК 578.087.1 : 581.45 : 582.796

А. С. Дариев, Б. Р. Васильев, С. Ф. Колодяжный

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ПРИЗНАКОВ СТРОЕНИЯ ЛИСТА ДЛЯ СИСТЕМАТИКИ ТРИБЫ *HIBISCEAE (MALVACEAE)*

A. S. DARIEV, B. R. VASSILIEV, S. TH. KOLODYAZHNY.
THE CHARACTERS OF LEAF STRUCTURE AS APPLIED FOR THE SYSTEMATICS OF THE TRIBE *HIBISCEAE (MALVACEAE)*

Изучено анатомическое и морфологическое строение листа у видов трибы *Hibisceae*. Для обработки данных использовался факторный анализ по методу главных компонент. Это позволило сгруппировать признаки листа в плеяды и интерпретировать первый фактор как показатель ксероморфности вида, а второй — как показатель формы листа. Рассмотрена ординация 53 видов из 10 родов трибы в пространстве этих двух факторов. Подтверждается правильность общей структуры трибы *Hibisceae*, предложенная ранее (Waalkes, 1966; Hutchinson, 1967; Fryxell, 1968. и др.) и основанная на классической морфологии. Применение факторного анализа анатомических признаков позволило внести ряд уточнений в систематику мальвовых.

Триба *Hibisceae* привлекает внимание в связи с проблемой селекции, эволюции и происхождения хлопчатника. Систему рода *Gossypium* и близких к нему родов, входящих в эту трибу, нельзя сегодня признать завершенной. В настоящее время существует большое число различных классификаций этой систематической группы, основанных главным образом на морфологии цветка. Особенности жизненной формы, анатомия вегетативных и генеративных органов при этом не учитывались.

В данной работе мы, применив факторный анализ анатомических и морфологических признаков листа, рассмотрели ординацию видов трибы *Hibisceae* в плоскости двух основных факторов. Это позволило выделить группы сходных по строению листа видов и сопоставить полученную систему с современными классификациями изученных таксонов с целью их уточнения. Очевидно, что предпочтение должна получить классификация, которая наилучшим образом согласуется с положением исследованных видов в факторном пространстве признаков листа. При вынесении окончательного заключения мы учитывали также географическое распространение видов, кариологические данные, строение семени и ряд других признаков листа, не включенных в факторный анализ.

Мы изучили 53 вида из 10 родов трибы *Hibisceae*. Основной материал был получен из Гербариев Ботанического института АН СССР и Всесоюзного института растениеводства ВАСХНИЛ. Мы использовали также живые коллекции Института экспериментальной биологии растений АН УзССР и Института селекции и семеноводства МСХ СССР (Ташкент). Часть образцов нам любезно предоставил P. A. Fryxell с опытной станции сельскохозяйственных культур Техасского университета (США).

Исследовано морфологическое и анатомическое строение сформированных листьев средней части вегетативного побега каждого вида в 15—20-кратной повторности.

Исходная матрица была подготовлена так, что каждый вид характеризовался средними арифметическими значениями признаков. Изготовление анатомических препаратов и измерение параметров осуществлялись с применением общепринятых методик. Признаки, использованные для описания листа, приведены в табл. 1.

ТАБЛИЦА 1

Признаки строения листа и их обозначение

Признак	Обозначение
Длина пластинки листа, мм	Y
Степень рассеченности пластинки (цельная, трех- и пятилопастная)	L
Толщина листовой пластинки, мкм	h
Коэффициент палисадности мезофилла, %	$k_{п}$
Плотность жилкования, мм/см^2	nrv
Размер * клетки верхней эпидермы, мкм	$1/\sqrt{N_{квэ}}$
То же для нижней эпидермы	$1/\sqrt{N_{кнэ}}$
Число устьиц верхней эпидермы (мало — менее 30 на 1 мм^2, много — 30 и более)	$N_{увэ}$
Число устьиц нижней эпидермы на 1 мм^2	$N_{унэ}$
Опушенность верхней эпидермы (густая — более 40 волосков на 1 мм^2, средняя — от 7 до 40, одиночные волоски — менее 7)	$N_{ввэ}$
То же для нижней эпидермы	$N_{внэ}$
Устьичный коэффициент, %	$k_{у}$
Коэффициент удлиненности (уширенности) листа, отношение ширины к длине листовой пластинки, %	X/Y
Коэффициент черешчатости листа, отношение длины черешка к длине листовой пластинки, %	l/Y

* За линейный размер эпидермальной клетки принят корень квадратный из площади ее проекции, рассчитанной по числу клеток на 1 мм^2 эпидермы ($N_{квэ}$, $N_{кнэ}$).

Цифровые данные были подвергнуты статистической обработке на ЭВМ М-222 в вычислительном центре Ленинградского государственного университета. Основные результаты получены с помощью программы факторного анализа по методу главных компонент.

ТАБЛИЦА 2

Факторная структура признаков листа у видов трибы *Hibisceae*

Признак	F_1	F_2	F_3
Y	**—750**	—005	—082
L	+153	**+652**	+261
h	—001	**+563**	+225
$k_{п}$	**+698**	+129	+341
nrv	**+698**	—235	+214
$1/\sqrt{N_{квэ}}$	+539	—111	**—660**
$1/\sqrt{N_{кнэ}}$	**+705**	—062	—594
$N_{увэ}$	**+771**	—160	+295
$N_{унэ}$	**—631**	—175	+289
$N_{ввэ}$	+307	—207	**+631**
$N_{внэ}$	—036	**—590**	+466
$k_{у}$	—201	—325	—310
X/Y	+050	**+809**	+071
l/Y	+029	**+843**	—068
Суммарная факторная дисперсия, %	24.9	19.6	14.1

Примечание. F_1—F_3 — первый—третий факторы соответственно. Нуль и точка перед десятичными разрядами при коэффициентах корреляции опущены. Коэффициенты корреляции, превышающие 0.364, являются достоверными для трибы *Hibisceae* на доверительном уровне $P_0 \leqslant 0.01$. Жирным шрифтом выделены коэффициенты признаков, определяющих фактор. Обозначения признаков те же, что в табл. 1.

В ходе работы исследованы факторная структура, позволившая выявить связи между признаками и сгруппировать их в плеяды, а также значения факторов, по которым была реализована ординация изученных видов. Виды, сходные по строению листа, расположились при этом в непосредственной близости друг от друга.

При анализе данных о факторной структуре признаков рассмотрены три основных фактора, суммарная факторная дисперсия которых составила 58.6% (табл. 2). На долю первого фактора пришлось почти 25% от общей дисперсии. Высокая корреляция ($|r| \geqslant 0.500$) с ним оказалась у размера листа, коэффициента палисадности, густоты жилкования, размера клеток и числа устьиц на 1 мм^2 верхней и нижней эпидермы (рис. 1). Это позволило определить первый фактор как показатель ксероморфности вида. Таким образом, небольшие размеры листа у ксероморфных представителей трибы *Hibisceae* коррелируют с высоким коэффициентом палисадности, густым жилкованием, крупноклеточностью покровных тканей, амфистоматностью. В то же время мезоморфные виды отличаются крупными гипостоматными листьями с низким коэффициентом палисадности, редким жилкованием, мелкоклеточной эпидермой.

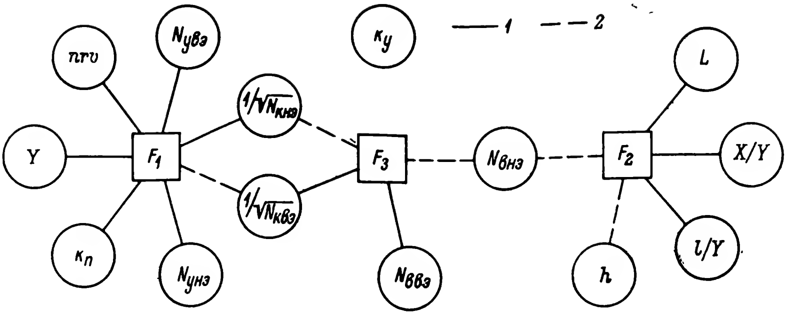


Рис. 1. Графическое представление факторной структуры признаков листа у видов трибы *Hibisceae.*

1 — $0.6 < |r| < 1.0$; *2* — $0.4 < |r| < 0.6$. Обозначения те же, что в табл. 1 и 2.

Второй фактор является показателем формы листа. С ним наиболее прочно связаны его черешчатость, расширенность и рассеченность. С этими морфологическими признаками достаточно высокий уровень связи имеют такие анатомические показатели, как толщина пластинки листа и опушение ее нижней поверхности. Широкие лопастные листья имеют относительно длинные черешки и характеризуются при этом значительной толщиной и слабым опушением пластинки. Напротив, цельные узкие листья обладают коротким черешком и тонкой опушенной пластинкой.

Значительная часть изменчивости размера клеток эпидермы и густоты опушения листа связана с третьим фактором, который можно рассматривать как фактор размера клеток покровных тканей. Действительно, листья с мелкоклеточной эпидермой имеют большее число волосков на единицу поверхности, чем с крупноклеточной.

Устьичный коэффициент варьирует в значительной степени независимо от всех прочих изученных признаков. В сумме F_1 и F_2 включают 45% изменчивости исследованных признаков и поддаются наиболее содержательной интерпретации. F_1 характеризует экологический тип листа, F_2 — особенности развития листа, которые определяются только внутренними факторами, проявляются в его форме и не связаны непосредственно с первым фактором.

Рассмотрим распределение изученных видов по значениям этих двух факторов (рис. 2). В данной системе координат (F_1 и F_2) положение вида зависит от ксероморфности листа, которая возрастает по оси абсцисс слева направо, и от степени рассеченности его пластинки, увеличивающейся снизу вверх по оси ординат. На рис. 2 виды каждого из изученных родов объединены штриховой линией в соответствии с общепринятой системой этих таксонов. Различия в строении листа между большинством родов выражены нечетко.

Род *Kokia* (*1*, *2*),[1] представленный на Гавайских островах двумя видами небольших деревьев до 8 м высотой, по строению листа совершенно изолирован в системе трибы. Листья этих растений характеризуются своеобразным сочетанием мезоморфных (большие размеры листа, дорсовентральность, гипостоматность, низкий коэффициент палисадности, редкое жилкование) и ксероморфных (толстый лист, многослойная палисадная ткань) признаков. Виды эти хорошо различаются между собой формой железистых волосков листа: длинными цилиндрическими у *K. drynarioides* и короткими головчатыми — у *K. rockii.* Объединять их в один вид, как предполагает J. Hutchinson (1967), по-видимому, нецелесообразно.

Род *Thespesia* (*3*, *5*, *6*, *7*, *54*) в соответствии с общепринятой системой (см. табл. 3) занимает промежуточное положение между родами *Hampea* и *Gossypium. T. campylosiphon* (*54*) существенно отличается от других представителей этого рода строением листа (особенно отсутствием госсиполовых вместилищ). Это

---

[1] Здесь и далее цифрами указан порядковый номер видов в соответствии с табл. 3 и рис. 2, 3.

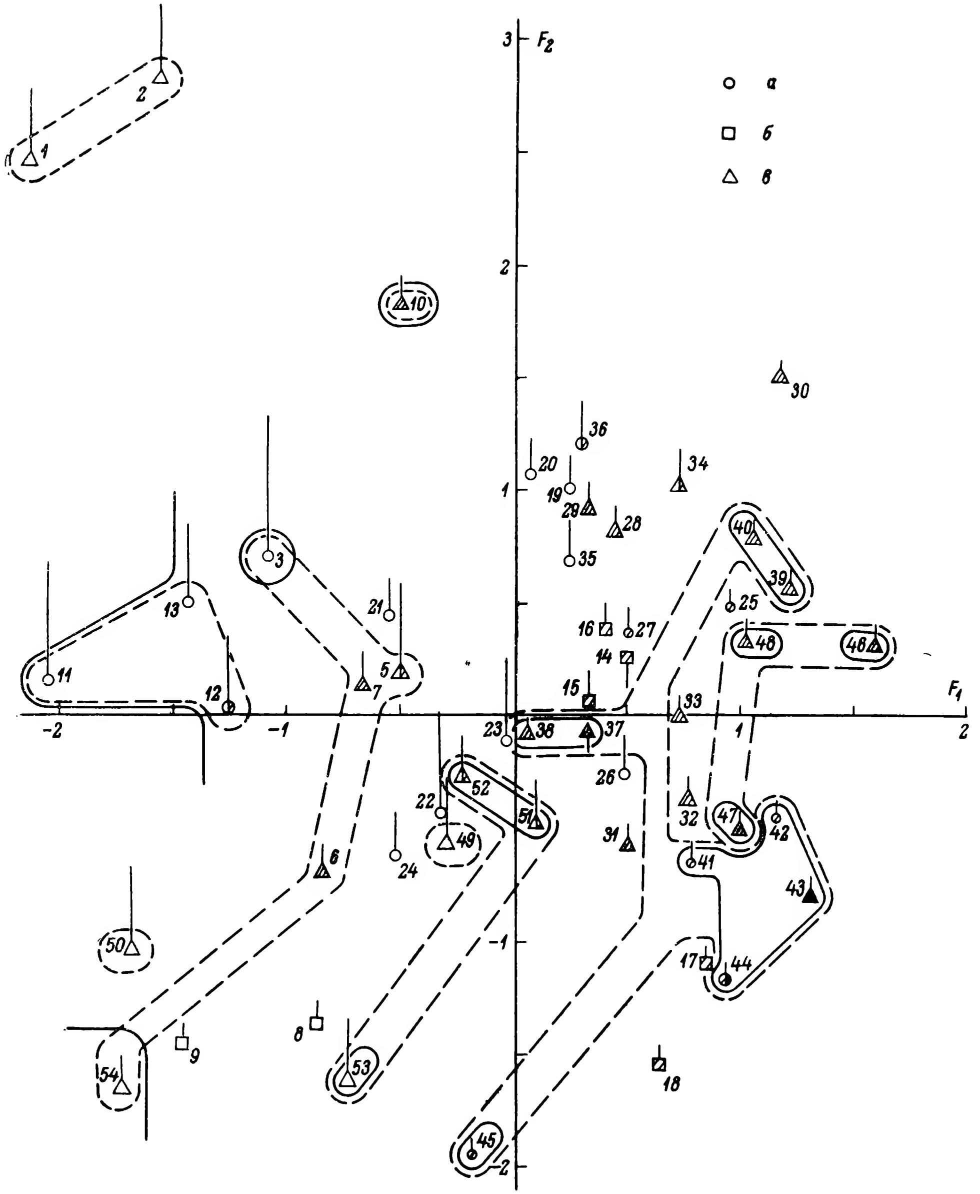


Рис. 2. Распределение видов трибы *Hibisceae* по значениям факторов.

По оси абсцисс — значения первого фактора F_1, *по оси ординат* — второго F_2. *а* — виды Нового Света, *б* — Австралии, *в* — Старого Света. *Значки*, обозначающие травянистые виды, черные, кустарники — заштрихованы, деревья — светлые. В случае, когда вид представлен двумя различными жизненными формами, заполнение значка комбинированное. *Цифрами* указан порядковый номер вида в соответствии с табл. 3. *Вертикальные линии* у значков пропорциональны высоте растений. *Штриховой линией* указаны границы родов в соответствии с общепринятой их системой, *сплошной* — внесенные нами уточнения.

подтверждает принадлежность данного вида к роду *Hibiscus*, как и было установлено впервые Н. С. Турчаниновым (Turczaninow, 1858).

I. Urban (1921) вслед за Moçino и Sessé (De Candolle, 1824) предложил отнести *T. grandiflora* (*3*) к отдельному роду *Montezuma* на основании анализа строения генеративных органов. Эта точка зрения не была поддержана другими исследователями сем. *Malvaceae*. Наши исследования показывают, что этот род следует восстановить, включив в него *T. grandiflora* и, судя по предварительным данным, очень близкий к нему вид *T. cubensis*. Род *Montezuma* распространен в тропических лесах Центральной Америки и отличается от представителей рода *Thespesia* Старого Света такими родовыми признаками, как гипостоматный лист, пельтатные волоски и парацитный устьичный аппарат. Эти же признаки,

ТАБЛИЦА 3

Предлагаемая авторами система трибы *Hibisceae* Reichenb.

Род *Kokia* Lewton (2) *

1. *K. rockii* Lewton
2. *K. drynarioides* (Seem.) Lewton

Род *Montezuma* Moç. et Sessé

3. *M. grandiflora* (DC.) Urb.
4. *M. cubensis* (J. B. Hutch.) Urb.

Род *Thespesia* Soland. ex Corr. (15)

5. *T. populnea* (L.) Soland. ex Corr.
6. *T. lampas* Dalz. ex Dalz. et Gibs.
7. *T. danis* Oliv.
8. *T. thespesioides* (F. Muell.) Dariev
9. *T. thespesioides* var. *flaviflora* (Tod.) Dariev

Род *Gossypioides* Skov. (2)

10. *G. kirkii* (Mast.) Skov.

Род *Hampea* Schlecht. (17)

11. *H. integerrima* Schlecht.
12. *H. trilobata* Standl.
13. *H. mexicana* Fryx.

Род *Gossypium* L. (36)

Подрод *Sturtia* (R. Br.) Tod.

Секция *Sturtia*

14. *G. sturtianum* Willis var. *sturtianum*
15. *G. sturtianum* var. *nandewarense* (Der.) Fryx.
16. *G. robinsonii* F. Muell.

Секция *Hibiscoidea* Tod.

Подсекция *Hibiscoidea*

17. *G. australe* F. Muell.
18. *G. bickii* Prokh.

Подрод *Houzingenia* Fryx.

Секция *Houzingenia*

Подсекция *Houzingenia*

19. *G. trilobum* (Moç. et Sessé ex DC.) Skov.
20. *G. thurberii* Tod.

Подсекция *Selera* Fryx.

21. *G. gossypioides* (Ulbr.) Standl.

Подсекция *Erioxylum* (Rose et Standl.) Fryx.

22. *G. aridum* (Rose et Standl.) Skov.
23. *G. lobatum* Gentry
24. *G. raimondii* Ulbr.

Подсекция *Caducibracteolata* Mauer

25. *G. armourianum* Kearn.

Подсекция *Integrifolia* (Tod.) Tod.

26. *G. klotzschianum* Anderss.
27. *G. davidsonii* Kell.

Подрод *Gossypium*

Секция *Gossypium*

28. *G. herbaceum* L. ssp. *africanum* Mauer
29. *G. arboreum* L. ssp. *obtusifolium* Mauer

Секция *Pseudopambak* Prokh.

Подсекция *Pseudopambak*

30. *G. stocksii* Mast. ex Hook. fil.

Подсекция *Erecta* Dariev

31. *G. incanum* (Schwartz) Hillc.
32. *G. somalense* (Gürke) J. B. Hutch.

Подсекция *Longiloba* Fryx.

33. *G. longicalyx* J. B. Hutch. et Lee

Подрод *Karpas* Rafin.

34. *G. tomentosum* Nutt. ex Seem.
35. *G. hirsutum* L.
36. *G. darwinii* Watt

Род *Cienfuegosia* Cav. (24)

Подрод *Articulata* Fryx.

Секция *Articulata*

37. *C. gerrardii* Hochr.
38. *C. hildebrandtii* Garcke

Секция *Garckea* Fryx.

39. *C. welschii* (T. Anders.) Garcke
40. *C. somaliana* Fryx.

Подрод *Cienfuegosia*

Секция *Cienfuegosia*

41. *C. heterophylla* (Vent.) Garcke
42. *C. tripartita* (H. B. K.) Gürke
43. *C. digitata* Cav.
44. *C. jucatanensis* Millsp.

Секция *Robusta* Fryx.

45. *C. affinis* Hochr.

Род *Senra* Cav. (4)

46. *S. arabica* Webb
47. *S. nubica* Webb
48. *S. incana* Cav.

Род *Dicellostyles* Benth. (2)

49. *D. axillaris* Benth.

Род *Julostylis* Thwites (1)

50. *J. angustifolia* Thwites

Род *Kydia* Roxb. (3)

Секция *Kydia*

51. *K. calycina* Roxb.
52. *K. glabrescens* Mast.

Секция *Brachypetiolata* Dariev

53. *K. jujubifolia* Griff.

Род *Hibiscus* L.

54. *H. campylosiphon* Turcz.

* В скобках указано число видов рода.

а также строение генеративных органов не позволяют, однако, отнести *T. grandiflora* и *T. cubensis* к роду *Hampea*. Приводим некоторые характерные признаки рода *Montezuma*.

Род *Montezuma* Moç. et Sessé, 1824, in DC., Prodr. 1 : 477.

Семена голые. Клетки наружного интегумента спермодермы тонкостенные, без кристаллов. Листья цельные, гипостоматные, устьица парацитные.

Тип: *M. grandiflora* (DC.) Urb.

Изученные виды рода *Hampea* (*11—13*) — растения дождевых лесов Центральной Америки — характеризуются крайней мезоморфностью листа и образуют независимую группу, близкую к родам *Montezuma* и *Thespesia.* Перенос этого рода из сем. *Bombacaceae* в трибу *Hibisceae* сем. *Malvaceae*, как это предлагает Fryxell (1971), мы считаем оправданным. Дополнительным основанием этого могут служить простой лист, число хромосом (2n=26) и госсиполовые вместилища, не встречающиеся в сем. *Bombacaceae*, а также значительное сходство в строении семени рода *Hampea* с семенами родов *Montezuma* и *Thepesia.*

Приводим наиболее характерные признаки рода *Hampea.*

Род *Hampea* Schlecht. 1837, Linnaea, 11 : 371.

Растения с госсиполовыми вместилищами. Семена с ариллусом. Наружный интегумент спермодермы с тонкостенными клетками, внутренняя эпидерма его без кристаллов.

Тип: *H. integerrima* Schlecht.

Особенности строения листа *Gossypioides kirkii* (*10*) подтверждают точку зрения A. Skovsted (1935), который на основании исследования хромосом и морфологии стебля выделил род *Gossypioides* из рода *Gossypium.* Он в нашей системе располагается между родами *Kokia* и *Gossypium*, но тяготеет к последнему (рис. 2).

Проведенный анализ показал значительную полиморфность рода *Cienfuegosia* (*37—45*). Полученная нами на основе изучения анатомических и морфологических признаков листа ординация видов этого рода в основном соответствует системе, предложенной Fryxell (1969a). *C. gerrardii* (*37*), *C. hildebrandtii* (*38*), *C. welschii* (*39*) и *C. somaliana* (*40*) входят в состав подрода *Articulata.* При этом *C. hildebrandtii* (*38*), как видно на рис. 2, обнаруживает существенное сходство в строении листа с *C. gerrardii* (*37*), образующей самостоятельную секцию *Articulata.* Одинаковые с последним видом жизненная форма (оба — кустарники) и географическое распространение (Юго-Восточная Африка) позволяют нам включить *C. hildebrandtii* в секцию *Articulata.* Правильность включения Fryxell полукустарников *C. welschii* (*39*) и *C. samaliana* (*40*) в секцию *Garkea* подтверждается сходством в строении листьев, экологией и географическим распространением названных видов. *C. affinis* (*45*) значительно отличается от прочих представителей рода *Cienfuegosia* тонким, цельным, удлиненным листом с относительно коротким черешком, что указывает на справедливость выделения Fryxell (1969a) этого вида в отдельную секцию *Robusta.*

C. heterophylla (*41*), *C. tripartita* (*42*), *C. digitata* (43) и *C. jucatanensis* (44), включенные Fryxell в секцию *Cienfuegosia*, действительно имеют сходное строение листа.

По строению листа и жизненной форме род *Senra* (46—48) близок к роду *Cienfuegosia.* Однако он отличается от последнего отсутствием госсиполовых вместилищ, слизистыми вместилищами в мезофилле листа, однорядными железистыми волосками, крупными прицветниками, плотно охватывающими коробочку, почковидной формой семян. Его виды несходны между собой, что связано с их географической изоляцией. Предложение (Hutchinson, 1967) рассматривать их в качестве одного вида представляется нам ошибочным.

Роды *Dicellostyles* (*49*) и *Julostylis* (*50*) включают древовидные виды и хорошо отличаются друг от друга по степени ксероморфности листа.

В пределах рода *Kydia* (*51—53*) следует отметить своеобразие *K. jujubifolia* (*53*). Черешок листа в 5—7 раз короче пластинки, а длина пластинки в 1.6 раза превышает ее ширину. Лист густо опушен снизу, но сверху голый, гипостоматный, с устьицами, как правило, парацитного типа (Дариев, 1975), в то время как *K. calycina* (*51*) и *K. glabrescens* (*52*) — древовидные кустарники до 3—5 м выс. — имеют лист, черешок которого в 2—3 раза короче пластинки, длина пластинки равна ширине; а устьица в основном анизоцитного типа расположены на обеих ее сторонах. Это позволяет нам выделить в пределах рода *Kydia* две секции: секцию *Brachypetiolata* с видом *K. jujubifolia* (*53*) и секцию *Kydia* (*51, 52*), включающую два других вида этого рода. Ниже приводим основные признаки секций.

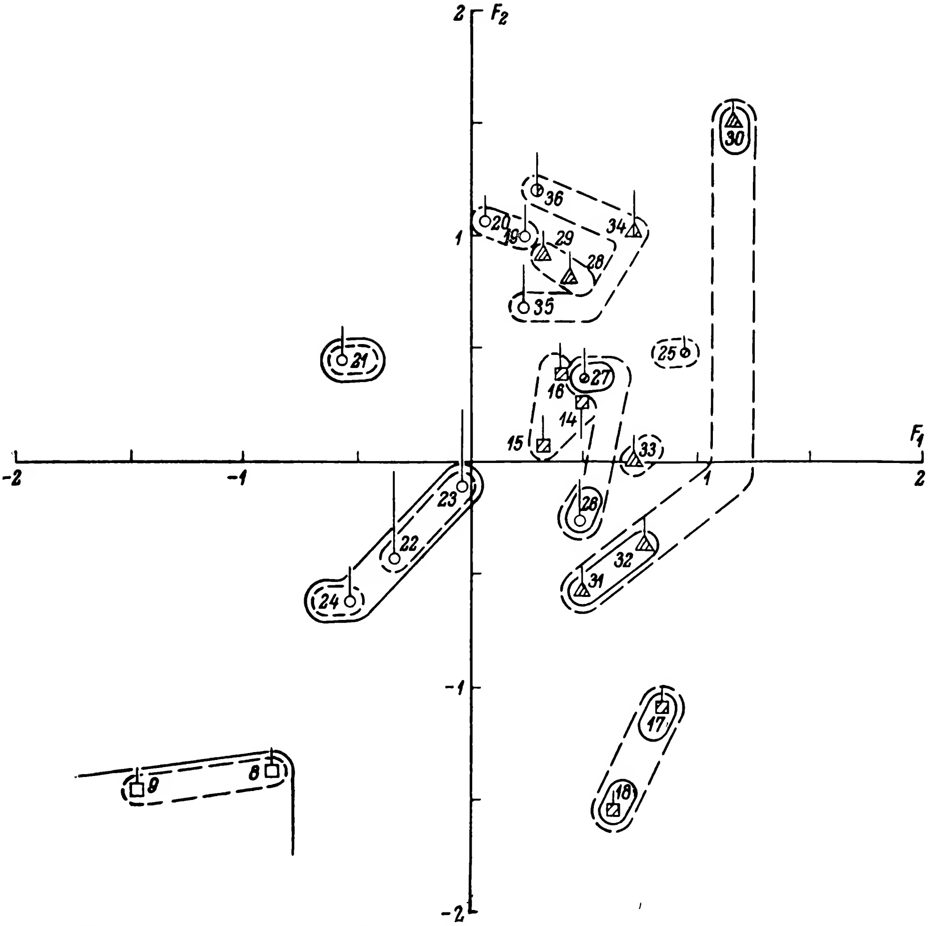


Рис. 3. Распределение видов рода *Gossypium* по значениям факторов.

Штриховой линией указаны границы подсекций в соответствии с общепринятой их системой. Остальные обозначения те же, что на рис. 2.

Род *Kydia* Roxb.

Sect. 1. *Kydia.*

Листья от цельных до трехлопастных, амфистоматные, опушение редкое, устьица анизоцитные. Длина пластинки листа в 2—3 раза превышает длину черешка, длина пластинки равна ее ширине.

Тип: *K. calycina* Roxb.

Sect. 2. *Brachypetiolata* Dariev sect. nov.

Folia integra, pubescentia densa, stomata paracytica. Lamina petiolo 5—7-plo longior, latitudine laminis sesquilongior.

Typus: *K. jujubifolia* Griff.

Листья цельные, гипостоматные, опушение густое, устьица парацитные. Длина пластинки листа в 5—7 раз превышает длину черешка, ширину пластинки — в 1.5 раза.

Самым полиморфным и большим по объему в трибе *Hibisceae* является род *Gossypium* (*14—36*). Это заставляет нас рассмотреть его отдельно (рис. 3).

Викарные виды *G. trilobum* (*19*) и *G. thurberii* (*20*) из подсекции *Houzingenia* очень сходны между собой и близки к *G. hirsutum* (*35*) и *G. darwinii* (*36*) из подрода *Karpas*. Виды подсекции *Erioxylum* являются, как было отмечено ранее (Дариев, Василевская, 1977), наиболее примитивными в роде *Gossypium*. Тип этой секции — *G. aridum* (*22*) — близок к *G. raimondii* (*24*), который Fryxell (1969b) выделяет в отдельную подсекцию *Austroamericana*. Нам представляется более естественным объединение *G. raimondii* (*24*) в одну секцию с *G. aridum* (*22*) и *G. lobatum*

(*23*) на основе их морфологического сходства и генетического родства, выявленного Ф. М. Мауером (1954).

Выделение Fryxell (1969b) *G. gossypioides* (*21*) в секцию *Selera* следует признать правильным. Полученные нами результаты указывают на неестественность включения этого вида в одну секцию с *G. trilobum* (*19*) и *G. aridum* (*22*), как это предлагал Мауер (1954).

G. armourianum (*25*) из подсекции *Caducibracteolata* достаточно обособлен морфологически от *G. davidsonii* (*27*), *G. sturtianum* (*14*, *15*) и *G. robinsonii* (16).

На рис. 3 видно, что *G. davidsonii* (*27*) и *G. klotzschianum* (*26*) из подсекции *Integrifolia* значительно различаются друг от друга строением листа. Это связано, возможно, с географической изоляцией и различием в жизненных формах этих видов. *G. klotzschianum* (*26*) — эндемик Галапагосских островов — является крупным кустарником или небольшим деревцем до 4 м выс., а *G. davidsonii* (27) — ветвистый кустарник 2 м выс., распространенный на островах и побережье Калифорнийского залива. Они могут быть признаны самостоятельными видами, как это предложили Мауер (1954) и Fryxell (1969b).

Выше было отмечено, что виды секции *Sturtia* (*14—16*) очень сходны между собой. Близость *G. sturtianum* (*14*) к *G. davidsonii* (*27*), несмотря на то что эти виды произрастают на разных континентах и, по нашему мнению, справедливо относятся к разным подродам, в настоящее время нам объяснить трудно.

Подсекция *Hibiscoidea*, включающая *G. australe* (*17*) и *G. bickii* (*18*), хорошо отделена морфологически от других видов рода *Gossypium*. Выделение этой подсекции оправдано, кроме того, генетической обособленностью ее в системе рода. Названные виды имеют общий ареал и считаются очень сходными (Fryxell, 1965), хотя, по нашим данным, они хорошо различаются. *G. australe* является тонкостебельным небольшим кустарником до 1 м выс., с цельными, пепельного цвета листьями, которые густо опушены коротколучевыми звездчатыми волосками, а *G. bickii* — полустелющийся кустарник с зелеными листьями от цельных до 2—3-лопастных; опушение их средней плотности, из относительно длиннолучевых звездчатых волосков.

Виды секции *Thespesiastra* (*8*, *9*) имеют самое мезоморфное строение листа и значительно удалены в пространстве первого и второго факторов от других видов рода *Gossypium* (рис. 3). Различия *G. thespesioides* и *G. flaviflorum* достаточно велики и представляются достоверными. Подобное положение этих видов позволяет нам вслед за Fryxell (1965) выделить их из рода *Gossypium*. Fryxell справедливо отметил, что они очень сходны с *Thespesia lampas* (*6*). Действительно, их листья имеют многочисленные крупные слизевые клетки в эпидерме и вместилища в мезофилле, а также крупноклеточную склеренхимную обкладку жилок, что характерно для представителей рода *Thespesia* — *T. lampas* (*6*) и *T. danis* (*7*) Старого Света. Указанные виды рода *Gossypium* отличаются от видов рода *Thespesia* цельной пластинкой листа (у *T. lampas* она от цельной до 3-лопастной), очень коротким черешком, чрезвычайно густым опушением (300—400 на 1 мм^2) абаксиальной стороны пластинки, наличием только анизоцитного устьичного аппарата (у *T. lampas* — он пара- и анизоцитный), кольцевым (*G. thespesioides*) и ложнокольцевым (*G. flaviflorum*) строением проводящей системы черешка (Дариев, Абдуллаев, 1974). Мы склоняемся поэтому в отличие от Fryxell к признанию самостоятельности *T. lampas* (*6*) и *G. thespesioides*. *G. flaviflorum* мы рассматриваем как разновидность последнего и предлагаем для них следующие комбинации:

Thespesia thespesioides (F. Muell.) Dariev comb. nov. (*8*) — *Gossypium thespesioides* F. Muell. 1875, Fragm. Phyt. Austr. 9 : 127.

Thespesia thespesioides **var. *flaviflora* (Tod.) Dariev. comb. nov.** (*9*) — *Gossypium flaviflorum* Tod. 1877—1878, Monogr. Gen. Goss. : 103.

Викарные виды Старого Света *G. herbaceum* (*28*) и *G. arboreum* (*29*) из секции *Gossypium* очень сходны между собой. Ординация их в факторном пространстве (рис. 3) согласуется с предположением (Hutchinson et al., 1947), что *G. herbaceum* ssp. *africanum* (*28*) мог быть донором при возникновении полиплоидных видов *G. hirsutum* (*35*) и *G. darwinii* (*36*).

G. incanum (*31*) и *G. somalense* (*32*) из подсекции *Pseudopambak* очень сходны, в то время как *G. stocksii* (*30*), принадлежащий к этой же подсекции, значительно отличается от них строением листа. Кроме того, первые два вида являются прямостоячими кустарниками 1.5—3 м выс., с более или менее густо опушенными цельными или слабо трехлопастными листьями средних размеров, а *G. stocksii* — стелющийся кустарник с мелкими почти голыми 3—5-лопастными листьями. Морфологические особенности позволяют нам выделить *G. incanum* и *G. somalense* в подсекцию *Erecta*.

Приводим некоторые характерные признаки подсекций *Pseudopambak* и *Erecta*.

Подсекция 1. *Pseudopambak*.

Стелющиеся кустарники. Листья 3—5-лопастные; лопасти их до $^1/_3$—$^2/_3$ длины пластинки.

Тип: *G. stocksii* Mast. ex Hook. fil.

Подсекция 2. **Erecta Dariev subsect. nov.**

Frutices erecti. Folia integra vel vix triloba, lobis quadrantem vel partem sextam laminae occupatibus.

Typus: *G. incanum* (Schwartz) Hillc.

Прямостоящие кустарники. Листья цельные, слабо трехлопастные; лопасти их до $^1/_4$—$^1/_6$ длины пластинки.

G. longicalyx (*33*), являющийся единственным представителем подсекции *Longiloba*, близок по строению листа к видам подсекций *Erecta* и *Integrifolia*.

G. tomentosum (*34*), *G. hirsutum* (*35*) и *G. darwinii* (*36*), образующие подрод *Karpas*, составляют группу, положение которой в системе рода сегодня нам не представляется возможным интерпретировать.

Полученные данные факторного анализа морфологических и анатомических признаков листа видов трибы *Hibisceae* подтверждают в основном систему этой трибы, предложенную Hutchinson (1967) и Fryxell (1968). В то же время они позволили нам внести ряд уточнений в систематику мальвовых. В частности нам удалось разделить род *Kydia* на две секции, описать в роде *Gossypium* новую подсекцию, упразднить подсекцию *Austroamericana* рода *Gossypium*, а *G. raimondii* (*24*) перенести в подсекцию *Erioxylum*, перевести *G. thespesioides* и *G. flaviflorum* в род *Thespesia* (первый в ранге самостоятельного вида *T. thespesioides* (*8*), второй (*9*) в ранге разновидности первого), переместить *Cienfuegosia hildebrandtii* (*38*) из секции *Garckea* в секцию *Articulata* и не рассматривать род *Senra* в качестве монотипного.

Наше исследование подтверждает обоснованность перенесения *Thespesia campylosiphon* (*54*) в род *Hibiscus* (Hutchinson, 1947; Waalkes, 1966), выделения *T. grandiflora* (3) и *T. cubensis* (4) в самостоятельный род *Montezuma* (Urban, 1921; Goward, 1949), а *Gossypium kirkii* (*10*) — в отдельный род *Gossypioides* (Skovsted, 1935), перевода рода *Hampea* из сем. *Bombacaceae* в трибу *Hibisceae* сем. *Malvaceae* (Fryxell, 1968) и признания видовой самостоятельности *Gossypium klotzschianum* (*26*) и *G. davidsonii* (*27*), как рекомендует Мауер (1954).

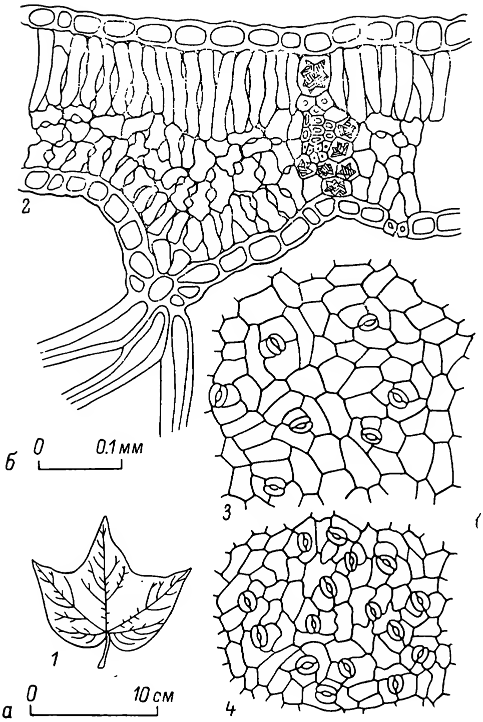
Уточненная нами система трибы *Hibisceae* (рис. 2, 3, табл. 3) построена главным образом на основе так называемых экологических признаков строения листа. Она, однако, помимо экологии изученных видов, хорошо отражает родственные отношения между ними. Поскольку процесс видообразования контролируется внешними условиями, то нет четкой грани, разделяющей признаки «экологические» и «систематические».

В трибе *Hibisceae* строение листа оказалось связанным с жизненной формой и размерами ее представителей. Крупные деревья имеют мезоморфные, большие, гипостоматные листья с мелкоклеточной эпидермой, низким коэффициентом палисадности, редким жилкованием. Виды, являющиеся кустарниками, обладают мелкими амфистоматными листьями с крупноклеточной эпидермой, высоким коэффициентом палисадности, густым жилкованием.

Ранее было показано (Дариев, Василевская, 1977), что в роде *Gossypium* эволюция жизненной формы направлена от деревьев к кустарникам. Мы считаем поэтому, что мезоморфные черты в строении листа представителей трибы *Hibisceae* следует признать признаками примитивности. Таким образом, виды с примитивными признаками листа располагаются в левой части системы (рис. 2, 3). *Gossypium lobatum* (*23*) располагается в центре системы первого и второго факторов очень близко к началу координат (рис. 3). Он занимает среднее по-

Рис. 4. Строение листа *Gossypium lobatum*.

1 — внешний вид, *2* — поперечный срез пластинки, *3* — верхняя эпидерма, *4* — нижняя эпидерма; *а* — масштаб для *1*; *б* — масштаб для *2*—*4*.



ложение по всем изученным показателям строения листа и может рассматриваться как типичный представитель трибы *Hibisceae*. Заметим также, что этот вид А. С. Дариев и В. К. Василевская (1977) признают наиболее близким к предковым формам рода *Gossypium*. Лист *G. lobatum* — глубокосердцевидный, 7—11 см дл., 9—13 см шир., 3-, иногда 5-лопастной; лопасти листа составляют $^1/_4$—$^1/_3$ длины пластинки; верхняя и нижняя эпидерма мелкоклеточные (1200 и 1500 клеток на 1 мм^2 соответственно); толщина пластинки 170 мкм; мезофилл четырехслойный; лист дорсовентральный или изолатеральный (рис. 4).

На уровне трибы *Hibisceae* мы не обнаружили связи в строении листа с флористической областью распространения изученных видов (рис. 2). В пределах рода *Gossypium* такая корреляция выявляется отчетливо (рис. 3). Представители Старого Света — это кустарники с ксероморфным строением листа, в то время как виды Нового Света имеют листья с более мезоморфной структурой и представлены древовидными формами.

Австралийские виды рода *Gossypium* отличаются небольшими размерами растений и более цельными, удлиненными листьями с относительно короткими черешками. Эти виды сформировали 3 обособленные друг от друга группы, что свидетельствует об их значительной филогенетической удаленности. Меньшая дискретность наблюдается в распределении в факторном пространстве представителей рода *Gossypium* Нового Света и афро-азиатских.

В заключение отметим, что проведенная нами работа подтвердила правильность общей структуры трибы *Hibisceae*, предложенной ранее (Waalkes, 1966; Hutchinson, 1967; Fryxell, 1968, и др.) и основанной на классической морфологии. Она продемонстрировала также возможности применения факторного анализа признаков строения листа в систематических исследованиях. Преимуществом этого метода является то, что, как справедливо подчеркнула Н. С. Ростова (1977), он позволяет «концентрировать» информацию и заменить множество признаков некоторыми обобщенными характеристиками. Использование таких обобщенных характеристик дает возможность более простым и наглядным способом описать сходство или различие изучаемых объектов и получить определенную их группировку. При этом удалось установить соответствие между полученными в анализе характеристиками и особенностями изучаемых видов, не включавшимися в анализ, — географическим распространением и жизненной формой вида.

ЛИТЕРАТУРА

Дариев А. С. (1975). Строение листа и спермодермы у видов *Kydia* Roxb., *Julostylis* Thwites, *Dicellostyles* Benth., *Decaschistia* Wight (*Malvaceae*). Бот. ж., 60, 9. — Дариев А. С., Абдуллаев А. А. (1974). Анатомическое строение черешка листьев у видов *Gossypium* L. и *Thespesia* Soland. ex Corr. (*Malvaceae*). Бот. ж., 59, 4. — Дариев А. С., Василевская В. К. (1977). О жизненной форме в роде *Gossypium*. Бот. ж., 62, 1. — Мауер Ф. М. (1954). Хлопчатник, 1. Ташкент, Изд. АН УзССР. — Ростова Н. С. (1977). Конференция «Применение математических методов и ЭВМ в биологических исследованиях». Вестн. ЛГУ, 21. — Тер-Аванесян Д. В. (1972). Хлопчатник. М., Колос. — De Candolle A. P. (1824). Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis, 1. Argentorati et Londini. — Fryxell P. A. (1965). A revision of the Australian species of *Gossypium* with observation on the occurence of *Thespesia* in Australia (*Malvaceae*). Austral. J. Bot., 13, 1 — Fryxell P. A. (1968). Redefinition of the tribe *Gossypieae*. Bot. Gaz. (Chicago), 129, 4. — Fryxell P. A. (1969a). The genus *Cienfuegosia* Cav. (*Malvaceae*). Ann. Missouri Bot. Gard., 56, 2. — Fryxell P. A. (1969b). A classification of *Gossypium* (*Malvaceae*). Taxon, 18, 5. — Fryxell P. A. (1971). The genus *Hampea* (*Malvaceae*). Brittonia, 21, 4. — Goward R. (1949). *Atkinsia* genera nova, *Thespesia* and related *Westindian* genera of the *Malvaceae*. Bul. Torrey Bot. Club., 76, 2 — Hutchinson J. B. (1947). Notes on the classification and distribution of genera related to *Gossypium* L. New Phytol., 47, 1. — Hutchinson J. B. (1967). The genera of flowering plants. Cambridg Univ. press, Oxford. — Hutchinson J. B., Silow R. A., Stephens G. (1947). The evolution of *Gossypium* and differentation of the cultivated cottons. Oxford University press, London. — Skovsted A. (1935). Some new interspecific hybrids in the genus *Gossypium* L. J. Genet., 30, 3. — Turczaninow N. S. (1858). Hibiscus campylosiphon Turcz. Bul. Soc. Nat. Moscou, 31, 1. — Urban I. (1921). Über die Malvaceen — Gattung *Montezuma* Moç. et Sessé. Notizbl. Berlin Bot. Gart. Mus., 7. — Waalkes B. (1966). Malesian *Malvaceae* revised. Blumea, 14, 1.

Институт экспериментальной биологии
растений АН УзССР,
Ташкент,
Ленинградский государственный
университет.

Получено 5 III 1981.

SUMMARY

The correlations between the characters of leaf structure in the tribe *Hibisceae* are studied. The factor analysis is used for the data treatment. The investigation of factor structures allowed to group the characters into pleiads. The first factor is interpreted as an indicator of the species xeromorphism, while the second factor is that of leaf shape. The distribution of 53 species belonging to 10 genera of the tribe *Hibisceae* is considered according to the value of these two factors. The earlier proposed system of the *Hibisceae* tribe is critically discussed.

УДК 581.9 : 56 (119)

И. Ф. Удра

РАССЕЛЕНИЕ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ, ИХ МИГРАЦИОННЫЕ ВОЗМОЖНОСТИ И БИОГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИНТЕРПРЕТАЦИЯ СОБЫТИЙ ЧЕТВЕРТИЧНОГО ПЕРИОДА

I. F. UDRA. THE DISPERSAL OF WOODY PLANTS, THEIR MIGRATION POTENTIALITIES AND BIOGEOGRAPHICAL INTERPRETATION OF THE EVENTS OF THE QUATERNARY

На основе биоэкологических свойств древесных растений выясняются особенности их расселения, а с учетом минимального возраста смены поколений и расстояния эффективной диссеминации обосновываются их миграционные возможности. Полученные данные свидетельствуют о весьма медленных темпах миграции основных древесных пород, что не согласуется с выводами палеогеографов и палинологов о неоднократных и далеких перемещениях растительности в четвертичном периоде за относительно короткое время межледниковий и послеледниковья. Мнение о более плавном (без катастроф!) развитии природы северного умеренного пояса в четвертичном периоде, основанное на биологических закономерностях, должно быть основополагающим при восстановлении палеогеографических событий этого периода.

Проблема распространения растений по земному шару интересовала исследователей еще со времен Декандоля (1820, 1855, цит. по : Вульф, 1932), который, видимо, впервые установил общие закономерности этого сложного процесса. Однако вначале она решалась в глобальных масштабах и чаще связывалась с вопросом о возможности заселения далеких островов при помощи морских течений, ветров и человека. Детальный анализ этих исследований был проведен Е. В. Вульфом (1932, 1944), вопросы же специфики расселения растений на каких-либо конкретных территориях материковой суши и миграционные возможности определенных видов в первых работах почти не затрагивались. Лишь развитие ледниковой гипотезы стимулировало их разработку, хотя и в своеобразном направлении. Начиная с работы Андерсона (1897, цит. по: Вульф, 1932) и по настоящее время заселение послеледниковых территорий изучали на основе спорово-пыльцевых анализов, по результатам которых делали выводы без достаточного учета биоэкологических свойств и особенно миграционных возможностей конкретных видов или групп растений.

Еще В. Н. Сукачев (1951) предостерегал, что по данным пыльцевых анализов выводы о составе лесов нужно делать весьма осторожно. Позже он со своими сотрудниками (Сукачев и др., 1960 : 65) пришел к выводу, что «пути и темпы расселения древесных пород после отступания ледников еще мало нам известны и что природа сосново-березовых лесов бореального периода для нас также еще очень не ясна». Биологические особенности расселения растений все еще остаются слабо изученными (Вернадский, 1926; Вульф, 1932; Лавренко, 1945, 1947; Левина, 1957, 1967, и др.). Так, Вульф (1932) писал, что в цепи процесса распространения семян (тем более растений) изучаются лишь отдельные звенья, что не могло приводить к однозначным выводам. О дальности разноса зачатков ветром или птицами в литературе существует «гораздо больше предположений (часто весьма преувеличенных), чем. . . действительных фактов, подтвержденных цифровыми данными» (Левина, 1967 : 138). А между тем этих важных вопросов касались немногие исследователи (Кернер, 1902; Хитрово, 1910; Ulbrich, 1928; Зажурило, 1931; Вульф, 1932; Ильинский, 1933, 1945; Холодный, 1941; Новиков, 1948; Левина, 1957, 1967; Образцов, 1961, и др.). Только в лесоведении дальности рассеивания семян уделяют должное внимание (Морозов, 1922, 1926; Ткаченко, 1939; В. Нестеров, 1949; Н. Нестеров, 1960; Молчанов, 1967; Погребняк, 1968, и др.), так как на основе этого ведется лесное хозяйство. При этом все же полностью не решались вопросы о максимальных способностях расселения древесных растений и в конечном итоге об их миграционных возможностях. Однако для палеогеографических реконструкций даже эти сведения еще в достаточной мере не переосмыслены, о чем свидетельствуют высказывания самих палеогеографов (Диви, 1969; Кашинг, 1969; Серебрянный, 1978). Е. Диви (1969) пишет, что хотя стратиграфия, основанная на данных пыльцевых анализов, разработана, однако понимание закономерностей изменения растительности остается такой же иллюзией, как и прежде, а Л. Р. Серебрянный (1978) отмечает, что принципиальные закономерности миграций растений еще недостаточно выяснены.

В данной работе поставлена задача выяснить и уточнить процесс расселения основных лесообразователей и наметить методические подходы к определению миграционных возможностей растений. На основе полученных данных будут критически проанализированы некоторые палеогеографические выводы о событиях четвертичного периода.

В первую очередь рассмотрим специфику диссеминации отдельных видов и групп растений, в результате чего можно четче представить себе особенности расселения древесных пород. По мнению ряда исследователей (Левина, 1957, 1967; Леме, 1976, и др.), расселение растений зависит от дальности разноса семян (диссеминации), в свою очередь обусловленной способом распространения семян, а также семенной продуктивности и периодичности плодоношения. Еще Г. Ф. Морозов (1926) разделил древесные породы по эффективности рассеивания семян с помощью ветра на четыре группы: 1) ива, тополь, береза, ольха; 2) ильмовые, сосна, ель; 3) лиственница и пихта; 4) клен, ясень, граб, липа. С учетом разработанной Р. Е. Левиной (1957) классификации способов диссеминации первые три группы Морозова условно можно отнести к древесным эуанемохорам. Они имеют наиболее легкие семена со специальными приспособлениями («парашютики» из волосков, крыловидные придатки) для переноса их ветром на весьма далекие расстояния. Наиболее приспособлены к далеким перемещениям семена деревьев и кустарников семейства ивовых, диссеминация которых происходит не только ветром, но и реками (последнее характерно и для ольхи). Четвертую группу можно отнести к древесным гемианемохорам, семена которых хотя и имеют крыловидные придатки (клен, ясень), и «парусные» приспособления для разноса ветром (липа, граб), но являются сравнительно тяжелыми и рассеиваются поблизости от плодоносящих экземпляров. Автобарохоры — наименее приспособленная к расселению группа растений. Их плоды наиболее тяжелые, не имеют приспособлений к далекому рассеиванию и массово опадают под кроной дерева или куста и по ее периферии (каштан, орех). Миграционные возможности некоторых барохорных растений усиливает факультативный синзоохорный способ распространения их плодов (дуб, кедр, бук и др.), что необходимо учитывать при миграционных построениях в определенных границах.

Остановимся несколько подробнее на вопросе о дальности рассеивания семян и плодов, что имеет первостепенное значение для выяснения миграционных возможностей растений. Он изучен слабо из-за сложности наблюдения этого процесса в природной обстановке. Поэтому бесспорных сведений о диссеминации имеется немного. В литературе приводятся различные данные, но чаще встречаются такие предположения: семена разносятся на сотни метров, а нередко в пределах десятка километров. Левина (1957) приходит к выводу, что основная масса семян и плодов рассеивается в пределах 100—500 м. В. Г. Нестеров (1949, 1950) отмечал, что легкие семена хвойных пород массово разлетаются на расстояние до 250 м, а семена осины и березы налетают обильно до 1—2 км. По мнению П. С. Погребняка (1968), семена сосны разлетаются на 300—500 м, а по снежному насту переносятся ветром на расстояние до 10 км. В доказательство он приводит появление всходов сосны в степном заповеднике «Михайловская целина», от которых взрослые особи якобы находились на расстоянии 15—20 км. Для ивовых и берез он также предполагает возможность рассеивания семян в радиусе до 10 км, а для крылатых семян (клен, липа и др.) — всего в пределах 100—200 м. А. П. Ильинский (1945 : 50) сделал вывод, что крылатые семена разлетаются на расстояние, равное «двойной высоте, на котором находилась диаспора на материнском растении». Наиболее слабо расселяются автобарохорные виды. Тяжелые желуди или орехи опадают в проекции кроны материнского дерева или же недалеко за ее пределами (В. Нестеров, 1949, 1950; Погребняк, 1968), но не более чем на 25 м. Это также подтверждается подсчетом желудей или сеянцев на пробных площадках. По данным исследователей, от 70 до 93% их находятся под кроной, на периферии — до 20%, а вне кроны на расстоянии до 10 м менее 3% (Лосицкий, 1963; Удра, 1971). Некоторые исследователи придают большее значение зоохорному способу разноса тяжелых зачатков. Его эффективность в расселении растений, особенно на далекие расстояния, до настоящего времени не доказана. О роли животных и птиц в диссеминации опубликованы весьма противоречивые сведения, согласно которым делается вывод о возможности распространения семян птицами в пределах сотни метров или же нескольких километров (Холодный, 1941; Новиков, 1948; Образцов, 1961; Бех, Таран, 1979, и др.). Левина (1957), подчеркивая определенную роль птиц и животных в диссеминации, не придает большого значения их роли в расселении растений на далекие расстояния. Н. С. Нестеров (1960) писал, что птицы и животные не могут быть теми агентами, которые содействуют массовому расселению лесообразователей. Они являются случайными обсеменителями, действующими на относительно близком расстоянии. Чаще всего это происходит в особо урожайные годы, когда некоторая часть запасов семян сохраняется.

Необходимо также учитывать, что если даже случайно семя и попадает далеко за пределы массового произрастания вида, то в процессе его прорастания и дальнейшего развития проростка в генеративную особь возникают различные экологические и физиологические препятствия. Во-первых, это — весьма сложный процесс прорастания семени, зависящий как от его доброкачественности, так и от определенного состояния окружающей среды (температура, влажность, мощность подстилки или степень задернения почвы, ее кислотность и т. п.). Во-вторых, сами всходы в чуждом для них сообществе имеют весьма мало шансов развиться до генеративного состояния из-за сильной конкуренции с другими видами и не всегда благоприятных условий. В-третьих, генеративные особи для образования полноценных семян в большинстве случаев нуждаются в перекрестном опылении, что становится невозможным или весьма затруднительным при далеком нахождении авангардного экземпляра растения от других массово цветущих особей данного вида. Без перекрестного опыления семена либо не образуются вовсе, либо формируются неполноценными (Леопольд, 1968; Удра, 1973; Истратова, 1974; Леонова, 1974; Науменко, 1978, и др.). Можно отметить, что случайно попавшие на далекое расстояние единичные зачатки, как правило, малоэффективны для дальнейшего продвижения данного вида вне районов его массового произрастания. Как отмечали Ч. Дарвин (1939), Вульф (1932), Ильинский (1933), случай играет определенную роль в диссеминации растений, но он еще не предопределяет успеха продвижения вида. Только в достаточной степени эффективный занос семян содействует закреплению вида в новых местах, что подчеркивает и Левина (1957). Ведь известно, что единичные особи не способны длительно выживать в чуждой, более конкурентной среде и только биогруппы или популяции вида в состоянии удерживать занятые местообитания. Как мы уже отметили, это обусловлено также требованиями видов к перекрестному опылению. Следовательно, виды приспособлены в первую очередь не к дальним расселениям, а к образованию популяций вблизи материнского растения, посредством которых они имеют бо́льшую вероятность выжить в конкурентной борьбе с другими представителями растительного покрова. Поэтому вполне закономерно, что каждый вид расселяется в пределах окружности с радиусом, равным расстоянию эффективной диссеминации, т. е. в ореоле эффективной диссеминации, обусловленной биоэкологическими свойствами вида. Кроме того, по мнению Дарвина (1939), А. И. Толмачева (1962) и других, каждый вид расселяется постепенно, без нарушения целостности своего ареала.

Следует отметить специфику облесения открытых пространств с несформированными или зачаточными почвами, характерными для послеледниковых ландшафтов. Для их заселения пригодны только те лесообразователи, которые обладают наиболее пластичной экологией, т. е. являются малотребовательными к субстрату и способны произрастать на переувлажненных или кислых почвах. Их самосев может переносить заморозки и солнцепек и должен быть быстрорастущим. По определению Морозова (1926), древесные породы-пионеры обладают такими свойствами, благодаря чему они первыми заселяют обезлесенные территории даже с нарушенными почвами. Такими лесообразователями на аллювиальных наносах и заболоченных участках в первую очередь являются ивовые (ива, тополь) и ольха, а на остальных территориях — береза и осина. Сосна (виды с летучими семенами) и лиственница (все виды) условно также могут быть отнесены к породам-пионерам, так как они устойчивы к заморозкам и солнечным ожогам и могут поселяться вне лесной обстановки, а гидрологический режим и минеральный состав почв, на которых они поселяются (особенно сосна обыкновенная *Pinus sylvestris* L.), весьма разнообразен. Занимая свободные от древостоев земли, породы-пионеры создают лесную обстановку, а на несформированных почвах интенсифицируют почвообразовательный процесс, подготавливая условия для внедрения и дальнейшего развития основных лесообразователей, более требовательных к эдафическим и климатическим условиям.[1]

Для быстрого захвата территории лесообразующим видом, кроме отмеченных нами ранее таких важных особенностей, как дальность рассеивания семян и их массовость, а также биоэкологических свойств, существенное значение приобретает начальный возраст плодоношения. Известно, что деревья и кустарники начинают устойчиво плодоносить в соответствующих условиях только при достижении определенного возраста, называемого в лесоведении возрастом возмужалости. Возраст возмужалости, или вернее минимальный возраст смены поколений, имеет определяющее значение для быстроты расселения древесных растений и, следовательно, для их миграционных возможностей. Из анализа лесоведческой литературы следует, что начальный возраст плодоношения у древесных пород неодинаковый и в зависимости от различных видов и условий варьирует в широких пределах (от 10 до 70 лет и более). Быстрорастущие и светолюбивые породы (ивовые, береза, ольха, сосна, лиственница) начинают плодоносить раньше (10—30 лет), чем медленнорастущие и теневыносливые (дуб, бук, кедр, ель, пихта), у которых возобновительная способность проявляется в возрасте 40—50 лет и позже. В неблагоприятных экологических условиях плодоношение наступает на 20—50 лет позже. В среднем же начальный возраст плодоношения, эффективный для расселения растений, можно принять в следующих параметрах: для кустарников — 5—10 лет, для ивовых (деревья), березы и ольхи — 15, для светолюбивых хвойных (сосна, лиственница) — 20, для древесных гемианемохоров — 30, для теневыносливых темнохвойных (ель, пихта) — 40 и для автобарохоров — 50 лет. При этом учитывались экология отмеченных растений, невозможность развития большинства из них вне лесной обстановки, что в свою очередь удлиняет сроки начала плодоношения и соответственно уменьшает темпы миграций.

Выяснив биоэкологические возможности и специфику заселения древесными породами обезлесенных площадей, рассмотрим теперь на их основе наиболее вероятный путь облесения послеледниковых территорий. При этом будем исходить из новейших геологических и палеогеографических данных о последней ледниковой эпохе. По имеющимся предположениям, последний покровный ледник занимал на территории СССР в максимальную фазу (18—20 тыс. лет назад) площадь в 828 тыс. км^2 («Последний ледниковый покров. . .», 1969). От центра оледенения в Скандинавии ледник якобы растекался на юг на 1200 км, на юго-восток — на 1050, на юго-запад и восток — на 900. С учетом предполагаемой мерзлотной зоны (Величко, 1973, 1980) при расселении большинству лесообразователей необходимо было преодолеть в среднем расстояние в 1000 км и более.

---

[1] Значительная роль в этом процессе принадлежит травянистым растениям, но мы в данной работе этот обширный вопрос не рассматриваем.

Такого же мнения о расстоянии передвижения не только отдельных растений, но и растительных полос придерживаются палинологи (Нейштадт, Гуделис, 1961). Заметим также, что ледник начал таять около 16—17 тыс. лет назад («Последний ледниковый покров. . .», 1969; «Структура и динамика. . .», 1977; Серебрянный, 1978, и др.). Полное освобождение Русской равнины от ледника произошло около 11 тыс. лет назад (Вознячук, 1973; Серебрянный, 1978; Величко, 1980). Скорость отступания ледника была различной — от 160—200 до 400—500 м в год. Но, судя по времени начала и конца дегляциации, в среднем она составляла 100 м в год. После дегляциации последнего (вюрмского) ледника освобожденные пространства представляли собой невообразимый хаос из моренных, аллювиальных и делювиальных отложений, где не только отсутствовала растительность, но и не было подобия почв. Кроме того, значительная часть перигляциальных равнин находилась под обширными озерами и долинами стока талых ледниковых вод (Герасимов, Марков, 1941; «Последний ледниковый покров. . .», 1969; Серебрянный, 1975, 1978; «Структура и динамика. . .», 1977, и др.). Такой послеледниковый рельеф представлял серьезное и часто непреодолимое препятствие для быстрого расселения на нем лесной растительности. Он также обусловливал и специфику облесения постепенно осушавшихся, оводненных и заболоченных территорий, часто не связанную с глобальными климатическими условиями. После дегляциации Русской равнины ее рельеф, напоминающий современный, сформировался в течение 4 тыс. лет — с 16 260±640 до 12 600 лет тому назад (Чеботарева, 1965). Следует также учесть, что, по мнению Серебрянного (1971), граница предельного расселения широколиственных пород, близкая к современной, установилась около 4 тыс. лет назад. Значит, заселение послеледниковых территорий древесными породами продолжалось около 8—12 тыс. лет, а с учетом сильного похолодания в верхнем дриасе (10 200 лет тому назад) — и того меньше.

Рассмотрим возможности облесения лесообразующими породами послеледниковых пространств, согласно данным, представленным палеогеографами, и биоэкологическим возможностям самих древесных пород. Скорость облесения послеледниковых территорий зависела от наличия или же отсутствия лесной растительности вблизи края ледника, что до настоящего времени дискутируется. Палеогеографы считают, что в перигляциальной полосе Русской равнины отсутствовали леса и господствовали тундровые и лесотундровые ландшафты. Последние, по некоторым данным (Гричук, 1946, 1965; Величко, 1973), распространялись вплоть до Черноморского побережья и Балкан. Однако в последнее время мнение о существовании лесов вблизи края ледника из пород-пионеров, очевидно, впервые выдвинутое Сукачевым (1938), приобретает все большее число сторонников. Что же касается широколиственных пород, то они или «не переходили к северу от Альп, а у нас в СССР к северу от Главного Кавказского хребта» (Нейштадт, 1953 : 337) или же существовали в низовьях рек южной Украины (Нейштадт, 1956).

Предположим, что в перигляциальной части Русской равнины в защищенных долинах рек из древесных пород существовали ивовые, береза, сосна и ольха, на северо-востоке — лиственница, а в некотором удалении от нее к югу — темнохвойные и широколиственные породы. При отмечаемых палеогеографами экстремальных условиях, существовавших в перигляциальной полосе, виды растений не могли нормально возобновляться генеративным способом и существовали в основном в рефугиумах за счет вегетативной смены поколений. Эта смена, однако, имеет предел. Так, известно, что дуб, постепенно вырождаясь, может сохранять порослевую способность на протяжении жизни около 10 поколений, а потом погибает (Казарян, Махатадзе, 1955). И если за это время у вида не будет ни одной экологической возможности обновиться за счет семян, то он в данном рефугиуме погибнет и сможет сохраниться лишь там, где это произойдет. Как пример можно привести существование рощи пихты грациозной *Abies gracilis* Kom. на Камчатке (Науменко, 1978) или рощ из дуба монгольского *Quercus mongolica* Fisch. ex Ledeb. в северном Приамурье (Удра, 1973, 1976). Видимо, таким же образом могли существовать рощи из древесных пород и в перигляциальной части Русской равнины. При таком допущении скорость миграции растений из рефугиумов при изменении климата в оптимальную для какого-либо вида сторону будет зависеть как от его биоэкологических свойств, так и главным образом от минимального возраста смены поколений. С началом улучшения климата и таяния ледника выносливые к чрезмерной переувлажненности и к континентальности климата породы-пионеры, семена которых распространяются далеко и способны прорастать при относительно низких для вегетации температурах (+5—6° С), были первыми поселенцами на освобожденных от ледника и его талых вод территориях. Позже, внедряясь в пионерные сообщества и преодолевая их конкуренцию, мигрировали и более требовательные к условиям широколиственные и темнохвойные породы.

Рассмотрим миграционные возможности древесных пород с учетом биологических закономерностей развития и особенностей их расселения. Для определения темпов миграции лесообразователей условно примем, что топографических преград для их движения к северу не было. Но были в определенной мере учитываемые нами климатические (влияние ледника), эдафические, а также конкурентные воздействия ранее поселившихся растений. При всеобщем потеплении климата растения, выжившие в рефугиумах, начали плодоносить и заселять окружающую их территорию. Первое поколение деревьев сможет дать последующее поколение только после достижения возраста плодоношения. Учитывая для каждого вида растений минимальный возраст смены поколений ($A=15$ лет для пород-пионеров), а также наиболее вероятное и максимально эффективное для дальнейшего размножения расстояние диссеминации (S — в метрах), мы можем вычислить их миграционную скорость (W — в метрах за год). Она равна отношению расстояния эффективной диссеминации какого-либо вида (породы) к возрасту возмужалости этого же вида, т. е.

$$W = \frac{S\,(\text{м})}{A\,(\text{год})}.$$

Предположим, что семена березы первоначально были занесены ветром на максимально возможное для данной породы расстояние — 2000 м от последнего плодоносящего дерева (к центру покровного оледенения от предельных рефугиумов простиралось безлесное пространство). Лишь после того как эти семена смогли успешно прорасти, а всходы развиться в плодоносящие особи, т. е. примерно через 15 лет, первое поколение способно было дать новую волну потомства, которая ограничивалась круговой площадью эффективной диссеминации (ореолом эффективной диссеминации) радиусом около 2000 м. При этом следует учесть, что последующие обсеменения такой круговой площади этим же поколением уже не могут содействовать продвижению вида за пределы максимально возможного для него эффективного расстояния диссеминации, а только будут способствовать увеличению числа особей для закрепления вида на этой же площади. Таким образом, принятый нами возрастной предел смены поколений для конкретных пород является минимальным, так как в действительности максимально возможный разнос семян не обязательно и наверняка не происходит именно в год начала плодоношения вида. Вероятнее всего, это происходит значительно позже — в фазу устойчивого плодоношения авангардных экземпляров определенного вида растений. Поэтому мы считаем, что вычисленные нами миграционные скорости для древесных пород в действительности еще меньше, особенно при учете топографических и биологических преград для миграций растений, или по крайней мере близки к расчетным. Исходя из указанной формулы, получаем условную среднюю миграционную скорость для лиственных эуанемохоров в пределах 133 м в год. Для преодоления 1000 км березе такими темпами необходимо расселяться в течение 7500 лет. По этому же принципу должны были распространяться с большей или меньшей скоростью, обусловленной биоэкологическими свойствами конкретного вида и окружающей средой, все древесные растения, пока не были бы облесены пригодные земли, а впоследствии и сформированы относительно устойчивые сообщества.

Сосна обыкновенная и лиственница экологически еще более пластичны, хорошо приспособляются к неблагоприятным эдафическим и гидрологическим условиям, к континентальности климата, могут развиваться на открытом месте. Их семена также далеко разлетаются и могут прорастать при относительно низких температурах. Однако возмужалость у них наступает позже, чем у мелколиственных пород, а семенная продуктивность ниже. Поселяясь на уже занятых березой или осиной местах или на необлесенных, но бедных песчаных или сухих и заболоченных участках, сосне в первом случае приходилось выдерживать конкуренцию мелколиственных пород, а во втором — медленно развиваться из-за бедности субстрата. Все это замедляло ее развитие и уменьшало скорость расселения. Приняв возраст возмужалости светлохвойных пород в 20 лет и наиболее эффективный разнос семян на расстояние до 2000 м, мы получим время преодоления ими 1000 км в пределах 10 тыс. лет. Миграционная скорость расселения светлохвойных эуанемохоров соответственно будет равняться около 100 м в год. Если учесть отмеченные нами ранее сведения о начале и скорости деградации ледника, зимостойкости и выносливости в континентальных условиях пород-пионеров, их способность произрастать относительно близко от края ледника, то наши данные об их миграции вполне согласуются с ледниковой гипотезой и многочисленными материалами палинологов, по которым пыльцевые диаграммы в послеледниковье начинаются с максимума березы и сосны. Палинологи в связи с этим установили даже соответствующий термин — березово-сосновое время.

Рассмотрим миграционные возможности основных лесообразователей, биоэкологические свойства которых не способствуют их быстрому расселению на обезлесенные территории. Темнохвойные эуанемохоры (ель, пихта и др.) не могут поселяться на открытых участках из-за трудности прорастания мелких семян, а также из-за гибели их всходов от заморозков и солнцепека. Кроме того, одиночные деревья, имеющие поверхностную корневую систему, что является биологической особенностью этих пород, подвергаются ветровалу и погибают. Возмужалость у них наступает после 40 лет. В связи со спецификой местопроизрастаний темнохвойных пород их семена, несмотря на возможности далекой диссеминации, разлетаются на незначительное расстояние — 250—500 м. Учтем фактор случайности и увеличим максимальное расстояние эффективного разлета семян темнохвойных до 1000 м. В таком случае миграционная скорость темнохвойных эуанемохоров будет равняться всего 25 м в год. Расстояние в 1000 км они в состоянии преодолеть примерно за 40 тыс. лет. Указанный срок явно не соответствует отмеченным палеогеографическим данным о последнем оледенении.

Наименее приспособлены к расселению древесные гемианемохоры (липа, ясень, клен, граб). Рассмотрим более подробно возможности их миграций с учетом собранных нами данных о расселении этих деревьев. Вначале следует отметить, что все древесные гемианемохоры рассеивают свои семена только с помощью ветра и на весьма незначительные расстояния. В прошлом они не представляли никакого интереса даже для примитивного культивирования их за пределами ареала, как это могло происходить с орехоплодными, косточковыми и плодовыми растениями. Например, М. И. Нейштадт (1953), разбирая вопрос послеледникового расселения лещины, на основе данных пыльцевых анализов пришел к выводу, что ее быстрое расселение не могло происходить без помощи человека. Поэтому названные выше породы могут представлять хороший методический объект для обоснования миграционных возможностей основных компонентов широколиственных лесов в зависимости от палеографической обстановки в прошлом. Эти породы довольно требовательны к почвенному богатству, теплолюбивы и страдают от заморозков. Их семена могут прорастать лишь при относительно высоких температурах (16—18° С). Миграция широколиственных пород могла происходить в условиях значительного потепления климата и преобразования субстрата до настоящих почв с гумусовым горизонтом. Гемианемохоры, так же как и темнохвойные, расселялись на уже облесенных «пионерными» породами территориях. Это уменьшало возможность переноса их семян ветром на более далекие расстояния, в том числе и по снежному насту, замедляло их развитие в конкурентной среде, что могло быть причиной их весьма медленного расселения в послеледниковое время. По нашим наблюдениям, самосев клена, липы, граба, ясеня в лесной обстановке отмечен в пределах 25— 50 м от материнского дерева, что соответствует ранее упомянутому выводу Ильинского (1933). Максимальное же расстояние для гемианемохоров достоверно установлено в пределах 200 м. Даже если предположить, что их семена эффективно разносятся на расстояние до 250 м, то при начальном возрасте плодоношения в 30 лет они смогли бы преодолеть 1000 км примерно за 120 тыс. лет. Миграционная скорость указанных пород при таких показателях составляет 8.3 м в год. Эти данные находятся в явном противоречии не только с палинологическими выводами, но и с общей концепцией плейстоценовых оледенений. При полученных темпах миграции широколиственных компонентов выходит, что они начали мигрировать к северу примерно с начала дегляциации днепровского (рисского) ледника и эта миграция не прерывалась последующим оледенением.

Еще сложнее процесс расселения у автобарохорных пород, плоды которых могут эпизодически разноситься на более далекое расстояние птицами. Учитывая важность этого явления для миграционных возможностей дуба, кедра, бука и других пород, их следует относить к факультативным орнитохорам. Имеющиеся в научных работах сведения о расстоянии переноса плодов этих пород, а также наши более достоверные фактические данные о дальности появления всходов дуба, бука, лещины и кизила свидетельствуют, что наиболее эффективно эти породы расселяются в пределах 100 м от плодоносящих экземпляров. Но, вероятно, менее эффективно может происходить их расселение на расстояние 500 м. Расчет показывает, что миграционная скорость расселения у них низкая и даже при максимальных исходных показателях составляет не более 10 м в год. Расстояние в 1000 км при таких миграционных способностях факультативные орнитохоры могут преодолеть за 100 тыс. лет.

Самые низкие миграционные возможности у облигатных барохоров (каштан, орех). При возрасте возмужалости в 50 лет и максимальном опадении плодов на склонах на расстояние до 100 м скорость их миграции составляет не более 2 м в год. Это наиболее теплолюбивые представители умеренной флоры, имеющие самые южные ареалы незначительной площади. Сведения о них имеют значение для интерпретации третичных миграций, поскольку на послеледниковые территории эти породы, естественно, не переселялись.

Таким образом, полученные данные о миграционных возможностях эдификаторов, обусловленные их биоэкологическими свойствами, свидетельствуют о весьма медленном процессе заселения ими территорий. Это противоречит тем мнениям, которые предполагают громадные и неоднократные миграции не только отдельных видов растений, но и целых флористических комплексов как на протяжении плейстоцена, так и за относительно короткий послеледниковый период в пределах 10—12 и тем более 8 тыс. лет.

Рассмотрим с биоэкологических позиций некоторые палинологические работы по истории заселения послеледниковых территорий, которые обоснованы примерами распространения конкретных древесных пород по ископаемой пыльце и радиоуглеродными датировками (Кац, 1955; Серебрянный, 1971, 1974). Так, Серебрянный (1974) считал, что миграция ели на послеледниковые пространства происходила с востока и, вероятнее всего, с юга Валдайской возвышенности, где ее пыльца в отложениях фиксируется около 10 тыс. лет назад. По его же данным, ель достигла района Ленинграда примерно 8 тыс. лет назад. Выходит, что 600 км она смогла преодолеть за 2 тыс. лет, а скорость ее расселения при этом равнялась 300 м в год. Но этот результат получен без учета времени развития ели до стадии возмужалости, т. е. до начала возраста ее плодоношения, который принимается нами около 40 лет. Только после достижения минимального возраста самовозобновляемости ель в состоянии обсеменять новые территории и натурализоваться на них. Перерасчет приведенных данных с учетом возраста возмужалости ели показывает, что для преодоления 600 км за 2 тыс. лет скорость ее расселения должна была бы составлять 12 км за один возможный в течение 40 лет цикл обсеменения, а это нереально при отмеченных нами ранее особенностях произрастания, диссеминации и развития ели.

Соответственно липа это же расстояние преодолела за 1200 лет (Серебрянный, 1971). Ее скорость расселения при 30-летнем возрасте начала плодоношения должна была бы уже составлять 15 км за цикл обсеменения, а у дуба — более 18 км. Такие же или даже во много раз более высокие показатели темпов расселения, не соответствующие биоэкологии видов, приводятся, видимо, во всех работах палинологов. Н. Я. Кац (1955) уменьшает скорости расселения растений, принятые палинологами, примерно в 3 раза. Он считает, что 100 км бук может преодолеть за 650 лет, дуб — за 500 лет, а сосна — за 700 лет (непонятно, почему анемохорная сосна должна расселяться медленнее, чем дуб и бук?). Однако перерасчет этих данных с учетом того же возраста возмужалости для указанных пород дает такие же невероятные темпы расселения, как и в вышеприведенном примере: для дуба — 10, для бука — 7.5, а для сосны 3 км за один цикл обсеменения. Вывод Каца о медленном расселении широколиственных пород справедлив, но увязать биологию видов с палинологическими диаграммами ему все же не удалось, несмотря на другой вывод о возможности произрастания широколиственных пород почти у самого края валдайского ледника, который взят последующими палинологами в основу доказательств быстрых облесений послеледниковых территорий. Это объяснение хотя и заманчиво для всех отмеченных противоречий, но не доказуемо, так как оно не соответствует биоэкологическим особенностям этих пород. В условиях, видимо, близких последней ледниковой эпохе, которые существуют в настоящее время в центре Кольского п-ва, даже такие выносливые породы, как осина и сосна, не могут нормально развиваться и генеративно расселяться (Аврорин, 1956 : 116). Тем более невероятно предположение о развитии широколиственных пород у самого края ледника на Русской равнине. Полученные данные также свидетельствуют, что при палеогеографических реконструкциях послеледниковых ландшафтов нельзя обойтись одними лишь палинологическими материалами. Во-первых, методические исследования переноса пыльцы показывают, что она в заметном количестве может переноситься по воздуху на тысячи километров и вследствие этого встречается как в пустынях, так и в арктических широтах (Мальгина, 1950, 1959; Куприянова, 1951; Кабайлене, 1971; Чупина, 1971, и др.). Во-вторых, даже по мнению палинологов, «отделять при спорово-пыльцевом анализе пыльцу, синхронную осадку, от переотложенной пыльцы в настоящее время еще не представляется возможным» (Чеботарева, 1965 : 21). В. П. Гричук (1980 : 25) считает, что «априорное отрицание явления переотложения оправдано только в отношении торфа типичных верховых болот». Е. Д. Заклинская (1980 : 8), отмечая методические недостатки традиционного спорово-пыльцевого анализа, отрицает научную значимость работ в этой области в первой половине нашего века и призывает быть предельно осторожными и внимательными при интерпретации палинологических данных. Она считает, что «спорово-пыльцевой анализ должен рассматриваться лишь в качестве начальной, подготовительной фазы палеопалинологических исследований». Учитывая вышесказанное, можно объяснить заметное однообразие пыльцевых диаграмм и соответствующих им выводов о характере растительного покрова как крупных межледниковий и межстадиалов, так и послеледниковья и даже максимальной стадии вюрмского оледенения. По данным Т. А. Серебрянной (1972), в районе Брянска 24 920±±1800 лет назад существовали леса из березы, сосны и ели с участием ольхи и кустарниковых берез примерно в 200 км от края ледника, причем нижнему горизонту оглеения соответствовал максимум пыльцы ели (13 %). Там же были обнаружены пыльцевые зерна дуба, липы и вяза, пыльца которых в вышележащем слое лёсса наряду с уменьшением еловой и преобладанием березовой (70 %) увеличивается. Близкие данные получены из торфяников на Среднерусской возвышенности, образование которых датируется суббореальным периодом (Серебрянная, Ильвес, 1973). Неудивительно, что П. И. Дорофеев (1955, 1963 : 13), критикуя классические диаграммы палинологов, пишет, что они «не столько отражают ход общего изменения флоры, климата и других условий, как это принято считать, сколько соответствуют частным сменам фациальных условий, т. е. сменам условий попадания пыльцы в водоем, условиям ее сохранения и каким-то другим, еще совсем не изученным явлениям». К неизученным, а зачастую слабо учитываемым явлениям относятся биоэкологические свойства растений, их миграционные возможности, закономерности сукцессий растительного покрова заболачиваемых и разболачиваемых территорий, т. е. сингенез растительного покрова при заиливании и зарастании водных поверхностей и болот или же существенном изменении гидрологического режима земель. На наш взгляд, эти процессы с большим знанием и детальностью осветил в своих работах Сукачев (1973), на что следовало бы обратить особое внимание биогеографам и палинологам.

Таким образом, полученные нами данные по миграционным возможностям основных лесообразователей противоречат мнению тех исследователей, которые утверждают, что их расселение в послеледниковое время шло из южной части Европы к северной границе их современного ареала за каких-нибудь 8—12 тыс. лет. У них не было возможности достичь этой границы за то же время и с юга Украины, единственного места по данным Нейштадта (1956), где эти виды могли пережить последнее оледенение. Произрастание широколиственных пород непосредственно у предполагаемой кромки вюрмского покровного ледника, что допускал Кац (1952, 1955), противоречит их биоэкологическим возможностям. Это тем более невероятно и противоречиво, если следовать предположениям некоторых исследователей (Величко, 1973, 1980) о наиболее катастрофичном воздействии на растительный мир последнего вюрмского похолодания.

Учитывая вышеизложенные факты и современный уровень знаний о палеогеографической обстановке в четвертичном периоде, по нашему мнению, для окончательного решения этой проблемы необходимо исходить из двух наиболее вероятных ситуаций этого периода, которые могли привести к современному состоянию природы Русской равнины.

Первая ситуация предопределяет воздействие на Русскую равнину единственного покровного оледенения — рисского (днепровского) или другого более раннего — и отсутствие последующего катастрофического явления. О том, что такое предположение может иметь место, свидетельствуют новейшие данные палеогеографов, представленные ими в сборнике работ под редакцией И. П. Герасимова и А. А. Величко («Возраст и распространение максимального оледенения Восточной Европы», 1980). В сборнике сделан вывод о том, что максимальным оледенением в Восточной Европе было не среднеплейстоценовое днепровское, как считалось ранее, а раннеплейстоценовое окское (эльстерское). При этом широколиственные породы смогли бы распространиться до современных северных границ своих ареалов из давно обоснованных ботаниками (конец XIX—начало XX вв.) третичных центров сохранения неморальной растительности на Волыно-Подольской, Донецкой, Среднерусской, Приволжской возвышенностях (в последующем под влиянием ледниковой гипотезы необоснованно взятых под сомнение). Однако это могло произойти только при отсутствии последующих катастрофических воздействий на формирующийся растительный покров Русской равнины.

Вторая ситуация предполагает воздействие на ландшафт северо-западной Европы морских трансгрессий и многочисленных пресноводных бассейнов при несинхронных похолоданиях и горных оледенениях (Линдберг, 1972; Данилов, 1974; Чочиа, 1978, и др.). Только такая обстановка могла содействовать сохранению многочисленных рефугиумов лесной растительности, в том числе ее третичных реликтов и эндемичных элементов, в защищенных местах возвышенностей от Волыно-Подолии до Скандинавии включительно. Трансгрессия моря уничтожила бы растительность низменных территорий и в то же время содействовала бы ее сохранению на возвышенных участках, не подверженных оледенениям, с которых она смогла бы после осушения территорий радиально и относительно быстро их заселить. В то же время такая трактовка событий не противоречила бы палинологическим материалам, но имела бы иной биологический смысл. При этом перед палинологами не возникла бы загадка быстрого восстановления растительного покрова. Так, Нейштадт (1964 : 208) пишет: «Поразительная быстрота восстановления растительного покрова, в особенности древесного, на территории, оставленной ледником, до сих пор является загадкой». Ее пытались объяснить по-разному, не нарушая традиционных представлений о ледниковой эпохе. Одни исследователи выдвигали возможность следования растительности непосредственно за отступающим ледником (Нейштадт, Гуделис, 1961), — другие — возможность существования «оазисов» из древесных пород вблизи кромки ледника (Кац, 1955; Нейштадт, 1964; Серебрянный, 1974, и др.). Но, как мы уже показали, это противоречит биологическим возможностям самих растений.

Конечно, сделанные нами выводы и предположения для своего окончательного утверждения потребуют дальнейших исследований всех специалистов по данной проблеме, в том числе и ботаников. В. Н. Васильев (1963 : 239) писал, что до сих пор биогеографы только следовали за ледниковой гипотезой «пытаясь уложить фактические материалы своей дисциплины в прокрустово ложе противоречивых мнений геологов о событиях плейстоцена». Он же один из первых пытался объяснить биогеографические данные (в частности эндемизм), не следуя «в фарватере» ледниковой гипотезы, присоединяясь к вполне реальным событиям в истории северо-запада Европы — эпейрогеническим поднятиям и опусканиям суши и сопровождавшим их морским регрессиям и трансгрессиям. О более спокойном (без катастроф!) развитии растительного покрова Русской равнины свидетельствуют данные палеоботаников (Никитин, 1928; Дорофеев, 1951, 1955, 1963 и др.). На их основе Дорофеев (1963) больше склоняется в сторону признания постепенно нарастающего, но одного максимального похолодания в четвертичном периоде. В этой связи вполне закономерен вопрос, поставленный Серебрянным (1975 : 13; 1978): «правомочно ли вообще называть четвертичный период ледниковым?» Он же сомневается в возможностях крупных миграций растительности и высказывает точку зрения о более умеренной обстановке в этом периоде. А это возможно только при отсутствии покровного ледника, по крайней мере валдайского, и преимущественного существования более умеренного климата. Концепцией гляциомаринизма легче объяснить имеющиеся биогеографические противоречия. Таким образом, палеоботанические данные, биогеографические исследования и наши данные о биоэкологических возможностях миграции растений, а также противоречия среди палеогеографов и геологов о ледниковых явлениях показывают, что проблема интерпретации палеоландшафтов четвертичного периода требует новых подходов к ее правильному решению с обязательным учетом биологических закономерностей развития живых организмов, особенно растений.

ЛИТЕРАТУРА

Аврорин Н. А. (1956). Переселение растений на Полярный Север. М.; Л., Изд. АН СССР. — Бех И. А., Таран И. В. (1979). Сибирское чудо-дерево. Новосибирск, Наука. — Васильев В. Н. (1963). Реликты и эндемы северо-запада Европы. В кн.: Материалы по истории флоры и растительности СССР, 4. М.; Л., Изд. АН СССР. — Величко А. А. (1973). Природный процесс в плейстоцене. М., Наука. — Величко А. А. (1980). Широтная асимметрия в состоянии природных компонентов ледниковых эпох в северном полушарии. Изв. АН СССР, сер. геогр., 5. — Вернадский В. И. (1926). О размножении организмов и его значении в механизме биосферы. Изв. АН СССР, сер. 6, т. 20, 9, 12. — Вознячук П. Л. (1973). К стратиграфии и палеогеографии неоплейстоцена Белоруссии и смежных территорий. В кн.: Проблемы палеогеографии антропогена Белоруссии. Минск, Наука и техника. — Возраст и распространение максимального оледенения Восточной Европы. (1980). М., Наука. — Вульф Е. В. (1932). Введение в историческую географию растений. М., ОГИЗ—Сельхозгиз. — Вульф Е. В. (1944). Историческая география растений. М.; Л., Изд. АН СССР. — Герасимов И. П., Марков К. К. (1941). Развитие ландшафтов СССР в ледниковый период. В кн.: Материалы по истории и растительности СССР, 2. М.; Л., Изд. АН СССР. — Гричук В. П. (1946). К истории растительности Европейской части СССР в четвертичном периоде. Тр. Инст. геогр. АН СССР, 37. — Гричук В. П. (1965). Палеогеография Северной Европы в позднем плейстоцене. В кн.: Последний европейский ледниковый покров. М., Наука. — Гричук В. П. (1980). Программа анализа палинологических материалов при решении корреляционных и стратиграфических задач. В кн.: Палинология в СССР. Л., Наука. — Данилов И. Д. (1974). Проблемы развития полярного шельфа Евразии и его побережий в кайнозое. Вестн. МГУ, 5, геогр., 1. — Дарвин Ч. (1939). Происхождение видов. Соч., 3. М., Сельхозгиз.— Диви Е. (1969). Палеогеография суши в плейстоцене. В кн.: Четвертичный период в США, 2. М., Мир. — Дорофеев П. И. (1951). Неогеновые и четвертичные флоры юго-востока Европейской части СССР. Л., Наука. — Дорофеев П. И. (1955). Несколько замечаний к рисс-вюрмской флоре окрестностей г. Галича. Бот. ж., 40, 3. — Дорофеев П. И. (1963). Новые данные о плейстоценовых флорах Белоруссии и Смоленской области. В кн.: Материалы по истории флоры и растительности СССР, 4. М.; Л., Изд. АН СССР. — Зажурило К. К. (1931). К классификации орнитохорных плодов и семян. Ж. Русск. бот. общ., 16, 2—3. — Заклинская Е. Д. (1980). Спорово-пыльцевой анализ и палеопалинология. В кн.: Палинология в СССР. Л., Наука. — Ильинский А. П. (1933). Ареал и его динамика. Сов. бот., 18, 5. — Ильинский А. П. (1945). Расселение растений. Природа, 5. — Истратова О. Т. (1974). Особенности семеношения и качества семян ели ситхинской. В кн.: Биологические основы семеношения. Новосибирск. Наука. — Кабайлене М. В. (1971). О дальности и количестве переноса пыльцы и особенностях периодизации пыльцевых диаграмм. В кн.: Проблемы периодизации плейстоцена. Л., Наука. — Казарян В. О., Махатадзе Л. Б. (1955). О стадийном вырождении дубовых лесов при длительном ведении порослевого хозяйства. Науч. тр. Ереван. гос. унив., 49. — Кац Н. Я. (1952). О ледниковых убежищах и расселении широколиственных пород на Восточно-Европейской равнине в послевалдайское время. Бюл. МОИП, отд. биол., 57, 6.— Кац Н. Я. (1955). О центрах консервации, времени и условиях расселения некоторых широколиственных пород в Европейской части СССР в валдайскую и послевалдайскую эпоху. Тр. КИЧП, 12. — Кашинг Э. (1969). Проблемы фитогеографии четвертичного периода области Великих озер. В кн.: Четвертичный период в США, 2. М., Мир. — Кернер А. (1902). Жизнь растений, 2. СПб. — Куприянова Л. А. (1951). Исследования пыльцы и спор с поверхности почвы из высокоширотных районов Арктики. Бот. ж., 36, 3. — Лавренко Е. М. (1945). Значение биогеохимических работ акад. Вернадского для познания растительного покрова Земли. Природа, 5. — Лавренко Е. М. (1947). Об изучении эдификаторов растительного покрова. Сов. бот., 15, 1. — Левина Р. Е. (1957). Способы распространения плодов и семян. М., Изд. МГУ. — Левина Р. Е. (1967). Плоды. Саратов, Саратов. кн. изд. — Леме Ж. (1976). Основы биогеографии. М., Прогресс. — Леонова Т. Г. (1974). Бересклеты СССР и сопредельных стран. Л., Наука. — Леопольд А. (1968). Рост и развитие растений. М., Прогресс. — Линдберг Г. У. (1972). Крупные колебания уровня океана в четвертичный период. М., Наука. — Лосицкий Б. Л. (1963). Восстановление дубрав. М., Сельхозгиз. — Мальгина Е. А. (1950). Опыт сопоставления пыльцы некоторых древесных пород с их ареалами в пределах Европейской части СССР. Материалы по геоморфологии и палеогеографии СССР. 3. — Мальгина Е. А. (1959). К вопросу о формировании спорово-пыльцевых спектров пустынь Средней Азии. Тр. Инст. геогр. АН СССР, 77. — Молчанов А. А. (1967). География плодоношения главнейших древесных пород в СССР. М., Наука. — Морозов Г. Ф. (1922). Биология наших лесных пород. М., Сельхозгиз. — Морозов Г. Ф. (1926). Учение о лесе, изд. 3-е. М.; Л., Госиздат. — Науменко А. Г. (1978). Научные задачи охраны и воспроизводства пихты камчатской. В кн.: Ботанические исследования на Дальнем Востоке. Тр. Биол. инст. ДВНЦ АН СССР, 51 (154). — Нейштадт М. И. (1953). Расселение лещины обыкновенной по территории Европейской части СССР в послеледниковое время. Бот. ж., 38, 3. — Нейштадт М. И. (1956). Об убежищах широколиственных древесных пород во время валдайского оледенения в низовьях рек южной части Европейской территории СССР. ДАН СССР, 107, 1. — Нейштадт М. И. (1964). Особенности развития лесов на территории СССР в голоцене по пыльцевым анализам. В кн.: Современные проблемы географии. М., Наука. — Нейштадт М. И., Гуделис В. К. (1961). Проблемы голоцена. В кн.: Вопросы голоцена. Вильнюс, Изд. АН СССР. — Нестеров В. Г. (1949). Общее лесоводство. М.; Л., Гослесбумиздат. — Нестеров В. Г. (1950). Главные рубки в лесах СССР. М.; Л., Гослесбумиздат. — Нестеров Н. С. (1960). Очерки по лесоведению. М., Сельхозгиз. — Никитин П. А. (1928). Послепонтические ископаемые флоры в Воронежской губ. и эволюция ее растительности. Природа, 4. — Новиков Г. А. (1948). О распространении дуба сойкой. Природа, 3. — Образцов Б. В. (1961). Материалы опытов и наблюдений по распространению дикими животными семян деревьев и кустарников в открытые биотопы лесостепи. В кн.: Сообщения лаборатории лесоведения АН СССР. М., Изд. АН СССР. — Погребняк П. С. (1968). Общее лесоводство. М., Колос. — Последний ледниковый покров на северо-западе Европейской части СССР. (1969). М., Наука. — Серебрянная Т. А. (1972). Палеофитологическая характеристика лёссов из разреза пос. Карачик в районе г. Брянска. В кн.: Палинология плейстоцена. М., Наука. — Серебрянная Т. А., Ильвес Э. О. (1973). Последний лесной этап в развитии растительности Среднерусской возвышенности. Изв. АН СССР, сер. геогр., 3. — Серебрянный Л. Р. (1971). Динамика распространения некоторых древесных пород на северо-западе СССР в послеледниковое время. В кн.: Палинология голоцена. М., Наука. — Серебрянный Л. Р. (1974). Миграция ели на востоке и севере Европы в поздне- и послеледниковое время. Бюл. Комис. по изуч. четвертич. периода, 41. — Серебрянный Л. Р. (1975). Смены природных обстановок в четвертичном периоде. Изв. АН СССР, сер. геогр., 6. — Серебрянный Л. Р. (1978). Динамика покровного оледенения и гляциоэвстазия в позднечетвертичное время. М., Наука. — Структура и динамика последнего ледникового покрова Европы. (1977). М., Наука. — Сукачев В. Н. (1938). История растительности СССР во время плейстоцена. В кн.: Растительность СССР, 1. М., Изд. АН СССР. — Сукачев В. Н. (1951). К истории растительного покрова европейского лесостепья. Вопросы географии, 24. — Сукачев В. Н. (1973). Избранные сочинения, 2. Л., Наука. — Сукачев В. Н., Горлова Р. Н., Метельцева Е. П., Недосеева А. К. (1960). К истории развития лесного покрова центральной части Русской равнины в голоцене. Бюл. МОИП, отд. биол., 65, 2. — Ткаченко М. Е. (1939). Общее лесоводство. Л., Сельхозгиз. — Толмачев А. И. (1962). Основы учения об ареалах. Л., Изд. ЛГУ. — Удра И. Ф. (1971). Дубовые леса Среднего Приамурья. Автореф. канд. дис. Иркутск. — Удра И. Ф. (1973). Биоэкологическая характеристика дуба монгольского в Приамурье. Бюл. Гл. бот. сада АН СССР, 90. — Удра И. Ф. (1976). О рефугиумах неморальной флоры в Приамурье. Бот. ж., 61, 6. — Хитрово В. Н. (1910). О парусности зачатков некоторых растений. Зап. Киевск. общ. естествоисп., 20, 4. — Холодный Н. Г. (1941). О расселении дуба в естественных условиях. Бот. ж. СССР, 26, 2—3. — Чеботарева Н. С. (1965). Некоторые черты хронологии последнего оледенения на северо-западе Русской равнины. В кн.: Палеогеография и хронология верхнего плейстоцена по данным радиоуглеродного метода. М., Наука. — Чочиа Н. Г. (1978). Соотношение оледенений и морских трансгрессий. В кн.: Современные и древние оледенения равнинных и горных районов СССР. Л., Наука. — Чупина Л. Н. (1971). Пыльца древесных пород в современных спорово-

пыльцевых спектрах Средней Азии и Казахстана. В кн.: Палинология голоцена. М., Наука. — Ulbrich E. (1928). Biologie der Früchte und Samen. Berlin.

Институт ботаники
им. Н. Г. Холодного
АН УССР,
Киев.

Получено 23 XII 1980.

SUMMARY

On the basis of the estimated data on the migration potentialities of woody plants, a conclusion has been made on the low rates of distribution of woody, particularey broad-leawed species, whereas the supposition on the repeated far-distant migrations of the vegetation during the relatively short interglacial and postglacial periods proved to be erroneous. The calculations have been carried out according to the formula: $W=S/A$, in which S — is the most effective distance of species dispersal, and A — is the least period of generation succession. It is supposed, that the palaeogeographical situation in the Quaternary differs from what is commonly believed. Gradual (without catastrophies) vegetational changes seem to have been caused by the sea transgressions and fall of temperature resulting from the subarctic and montane glaciations. It was concluded that only similar situation could favour the preservation of refuges of forest vegetation with the tertiary relicts and endemic plant species on the territory from Volyno-Podoliya up to Scandinavia inclusive.

УДК (581.4+581.84) : 582.683.2

Е. А. Кондратьева-Мельвиль, Л. Е. Водолазский

МОРФОЛОГИЧЕСКОЕ И АНАТОМИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ *ARABIDOPSIS THALIANA (BRASSICACEAE)* В ОНТОГЕНЕЗЕ

E. A. KONDRATIEVA-MELVILLE, L. E. VODOLAZSKY.
MORPHOLOGICAL AND ANATOMICAL STRUCTURE OF *ARABIDOPSIS THALIANA (BRASSICACEAE)* IN ONTOGENESIS

В ходе изучения морфогенеза *Arabidopsis thaliana* со времени прорастания до отмирания выявлена продолжительность возрастных периодов онтогенеза, прослежена взаимозависимость в развитии органов растения и корреляции между морфологическими и анатомическими процессами.

Структурно-биологическими особенностями *A. thaliana* являются ранний переход к репродуктивному развитию, длительная фаза плодоношения, слабый, но продолжительный вторичный рост.

Многократное образование очагов первичной меристемы при развитии придаточных корней, большого количества пазушных побегов и многочисленных плодов в начале их формирования в значительной мере определяет относительно продолжительную жизнь этого растения.

Arabidopsis thaliana (L.) Heynh. как перспективный объект космической биологии привлекает внимание многих исследователей. В отечественной и зарубежной литературе существует большое число публикаций по систематике, экологии, генетике и экспериментальным биологическим исследованиям этого растения. Обширная библиография приведена в книге В. И. Иванова (1974), посвященной радиобиологии и генетике арабидопсиса Таля (далее для краткости — арабидопсис). Анатомические исследования *A. thaliana* единичны и ограничиваются описанием строения органов взрослого растения. Для выявления особенностей его морфогенеза важно знать характер развития его структуры в онтогенезе. С этой целью нами проведено морфологическое и анатомическое изучение *A. thaliana* разного возрастного состояния, начиная с зародыша вплоть до естественного отмирания растения.

A. thaliana — широко распространенное, мелкое, быстро развивающееся однолетнее растение, у которого известны озимые, яровые и эфемерные формы. Стебель тонкий, прямостоячий, простой или ветвистый, покрытый, как и листья, редкими волосками. Листья продолговато-ланцетные или лопатчатые, с черешком, собраны в прикорневую розетку. Узлы двух-трех верхних мелких сидячих листьев раздвинуты. Соцветие кисть. Для вида характерна высокая семенная продуктивность. Растение обладает большой изменчивостью ряда фенотипических признаков: высоты стебля, интенсивности ветвления, числа листьев розетки, степени развития корневой системы и характера ее строения, интенсивности образования цветков, а также продолжительности вегетационного периода в разных условиях произрастания (Квитко, Мюллер, 1961; Папонова, 1969; Иванов, 1974; Папонова, Мотыль, 1975).

Материалом для исследования послужили растения, выращенные нами из семян дикорастущего *A. thaliana* и семян скороспелой расы. Семена арабидопсиса, произрастающего в природных условиях (на открытых участках с легкой песчаной почвой) Московской обл., были переданы нам научным сотрудником Биологического научно-исследовательского института Ленинградского государственного университета Н. А. Спасской, семена скороспелой расы — научным сотрудником того же института Г. А. Кирилловой, за что выражаем им свою признательность.

Были изучены морфологическое и анатомическое строение зародыша и проростков, полученных при выращивании семян в чашках Петри, а также морфогенез растений, растущих в пикировочных ящиках с землей и песком и на грядках Ботанического сада ЛГУ.

Морфологический анализ зародышей проводили с помощью микроскопа МБС-9. Анатомическое строение зародышей, оси соцветия, удлиненных и укороченных стеблей, а также главного, боковых и придаточных корней изучали на продольных и поперечных срезах, полученных на микротоме системы Oms—Reichert. Применяли обычную окраску препаратов и микрохимические реакции.

Наблюдения за ростом, фенологическим состоянием посеянных растений и морфолого-анатомический анализ проводили: у проростка в первые 6—8 дней их жизни через каждые 1—2 дня; у растения в фазе розетки — через 2—3 дня, во время цветения и плодоношения — через каждые 5—8 дней. Строение растения изучали преимущественно на живых, реже — фиксированных в 70% спирте. При этом определяли длину семядолей и гипокотиля, число листьев верхушечной и пазушных почек, число листьев розетки, размеры листьев нижнего, среднего и верхнего ярусов, длину главного, боковых и придаточных корней, высоту стебля главного и пазушных побегов, длину соцветия.

Семена *A. thaliana* продолговатые, очень мелкие, почти пылевидные, без эндосперма. Заполняющий все семя изогнутый зародыш почти вдвое длиннее семени, сравнительно хорошо дифференцирован. Овальные семядоли около 0.5 мм длины, равны или чуть короче оси зародыша, на три четверти составленной гипокотилем. В зародышевой почке не обнаружено листовых зачатков. По диаметру слегка выпуклого конуса нарастания насчитывается 4—5 клеток. У зародыша скороспелой расы почка содержит два листовых зачатка.

Гистологическая дифференциация в эмбриогенезе арабидопсиса начинается по завершении фазы предзародыша (Яковлев, Алимова, 1976). У зародыша зрелого семени в семядоле видны один слой слегка удлиненных клеток столбчатой паренхимы и три слоя плотносомкнутых изодиаметрических клеток. В основании семядоли обозначаются инициали проводящих тканей средней жилки, отличающиеся от остальных клеток более интенсивной окрашиваемостью.

В оси зародыша четырехслойная первичная кора охватывает узкий (5—6 клеток по диаметру) меристематический стержень. Он тянется от корневого полюса к узлу семядолей, где переходит в короткий меристематический цилиндр (на поперечном сечении имеет вид кольца), выполненный слегка разрастающимися клетками (в поперечнике их всего 3—4) сердцевины. Клетки проэндодермы еще продолжают делиться в тангентальном и радиальном направлениях, так же как периферические клетки меристематического стержня. В зародышевом корне центральные клетки меристематического стержня являются инициалями метаксилемы. По сравнению с другими его клетками они несколько крупнее и слабее окрашиваются. В оси зародыша дифференцируются также следы средних жилок семядолей (рис. 1, *А*). Они представлены в узле едва заметными в поляризованном свете одиночными инициалями сосудов экзархной протоксилемы и тяжами инициалей флоэмы, которые обозначаются вдоль гипокотиля и зародышевого корня. В нем они располагаются в межсемядольной плоскости по сторонам инициалей метаксилемы, т. е. начинает выявляться диархное строение корня.

Всхожесть и быстрота прорастания семян высокие. Семена прорастают через день—два после их замачивания; различий в сроках прорастания между *A. thaliana* и его скороспелой расой нет. У зародыша наклюнувшегося семени рост его органов происходит неравномерно — быстрее всех растет зародышевый корешок. Разрастающийся гипокотиль выносит на поверхность семядоли, еще сложенные вместе у одно-двухдневного проростка. На третий день после прорастания семядоли расходятся.

Находясь в состоянии проростка, т. е. со времени прорастания до начала роста побега, растения остаются очень мелкими. У одно-двухдневных проростков семядоли имеют длину около 1, а гипокотиль и главный корень — около 3 мм каждый. У проростков в возрасте 8—9 дней семядоли близки к своим окон-

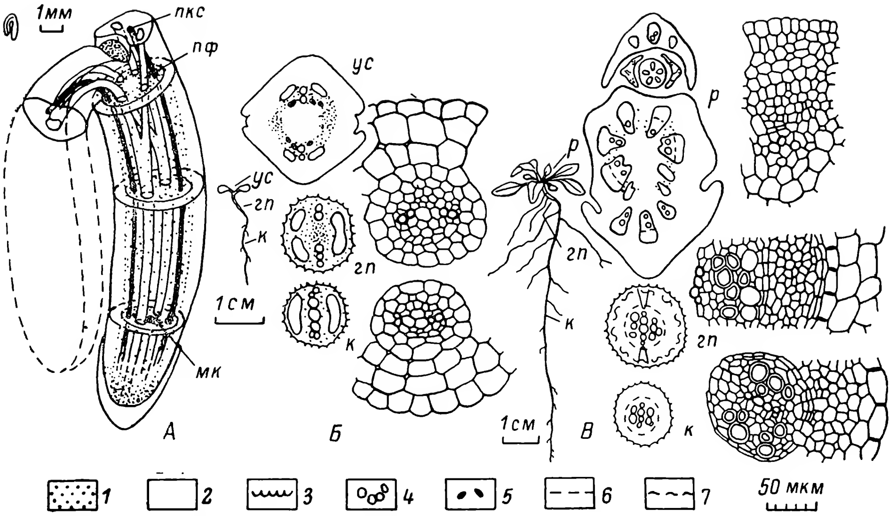


Рис. 1. Строение стебля и корня *Arabidopsis thaliana* в вегетативный период развития.

А — зародыш, *Б* — проросток, *В* — розетка. *1* — первичная меристема, *2* — флоэма и основная паренхима, *3* — эндодерма, *4* — первичная и вторичная ксилема, *5* — метаксилема следов семядолей, *6* — камбий, *7* — феллоген; *пкс* — экзархная протоксилема, *пф* — первичная флоэма, *мк* — метаксилема, *ус* — узел семядолей, *гп* — гипокотиль, *к* — корень, *р* — розетка.

чательным размерам, но их длина всего лишь около 4 мм; гипокотиль — 1, главный корень — 2 см.

В развитии проростков *A. thaliana* проявляются ритмичность и взаимозависимость роста органов. Вместе с разрастанием семядолей удлиняется гипокотиль; с моментом замедления роста семядолей и гипокотиля совпадает заметное ускорение роста главного корня, что наблюдается через 6—7 дней после прорастания. Развитие почки в первые дни жизни проростка задерживается. После образования двух листовых зачатков у одно-двухдневных проростков в ней в течение следующих 3—4 дней новые листовые бугорки не возникают. Усиление деятельности верхушечной меристемы почки совпадает по времени с ускорением роста главного корня и замедлением роста семядолей и гипокотиля. Почка шестидневного проростка содержит 4, а восьми-девятидневного — 6 листьев, достигая своей предельной емкости. После заложения следующего очередного листа (у девяти-десятидневного растения) первый лист выходит из почки. Скороспелая раса пребывает в состоянии проростка более короткий срок — первый лист появляется из почки через 6—7 дней после начала прорастания.

Как и у проростков других видов, усиление активности меристемы верхушечной почки *A. thaliana* сопровождается образованием боковых корней. Зачатки боковых корней были обнаружены у пятидневных проростков.

Морфолого-анатомический анализ проростков разного возраста выявляет тесную связь между развитием анатомического строения проростка и ростом его органов. В первые 4—5 дней рост семядолей и почки очень медленный; число клеток по ширине первичной коры и сердцевины остается таким же, каким было у зародыша зрелого семени. В последующие дни, когда усиливается органогенез почки, число клеток по диаметру сердцевины становится на 1—2 больше. Развитие проводящих тканей заметно усиливается с момента прорастания. У одно-двухдневных проростков в пластинке семядолей формируются средняя и боковые жилки и усиливается дифференциация первичной ксилемы и флоэмы в следах семядолей. Оболочки сосудов экзархной протоксилемы утолщаются и начинают одревесневать, что позволяет легче проследить строение следов семядолей и ход их пучков в оси проростка (рис. 1, *Б*). Следы семядолей формируются по всей длине гипокотиля и корня; от основания каждой семядоли дифференцируется в семядольном плане тяж экзархной протоксилемы, в межсемядольном плане образуется по одному тяжу первичной флоэмы. Под узлом семядолей тяжи флоэмы бифуркируют, их разветвления смещаются в семядольную плоскость гипокотиля. В меристематическом кольце узла след каждой семядоли состоит из двух групп флоэмы, расположенных по сторонам экзархной протоксилемы. Флоэма и экзархная протоксилема корня проростка являются прямым продолжением этих тканей в гипокотиле без изменения их расположения. Наметившееся еще у зародыша диархное строение корня становится отчетливым у проростка (рис. 1, *Б*).

У одно-двухдневных проростков экзархная протоксилема следов семядолей представлена одним-двумя (на поперечном сечении) кольчато-спиральными сосудами, а флоэма — небольшой группой клеток. У проростков в возрасте 6—8 дней в зоне узла во флоэме насчитывается до 15 клеток, число сосудов протоксилемы возрастает вдвое и появляются 2—3 спиральных сосуда метаксилемы. Сосуды метаксилемы дифференцируются в тангентальном направлении от экзархной протоксилемы из клеток меристематического кольца, граничащих с сердцевиной.

С ростом главного корня проростка в нем возрастает число сосудов метаксилемы и в меристематическом стержне гипокотиля также образуются сосуды. Они являются как бы продолжением метаксилемы корня и представляют собой корневой след. Их инициали возникают из центральных клеток меристематического стержня и дифференцируются от корневой шейки вверх по гипокотилю. У одно-двухдневного проростка они видны в корневой шейке, а через неделю — и в верхней части гипокотиля, подстилая развитую в узле сердцевину; гипокотиль по всей длине приобретает строение диархного типа, как и корень.

Тронувшаяся в рост верхушечная почка прорастает в розеточный побег. У *A. thaliana*, как и у других розеточных растений сем. *Brassicaceae*, клетки стержневой зоны конуса нарастания быстро превращаются в паренхиму сердцевины, что и определяет характер роста побега (Vaughan, 1955; Ростовцева, 1974).

Для однолетников характерен непродолжительный вегетативный период жизни. У *A. thaliana* он очень короткий. Через 3—4 дня после выхода из почки первых листьев конус нарастания двухнедельного растения (после образования еще 2—3 листьев) переходит в репродуктивное состояние. У скороспелой расы этот переход наступает раньше — у семи-десятидневного растения.

Структурными особенностями арабидопсиса являются мелкоклеточность тканей (первичных и вторичных), слабый, хотя и продолжительный вторичный рост и как следствие — очень мелкие размеры растения (рис. 1 и 2).

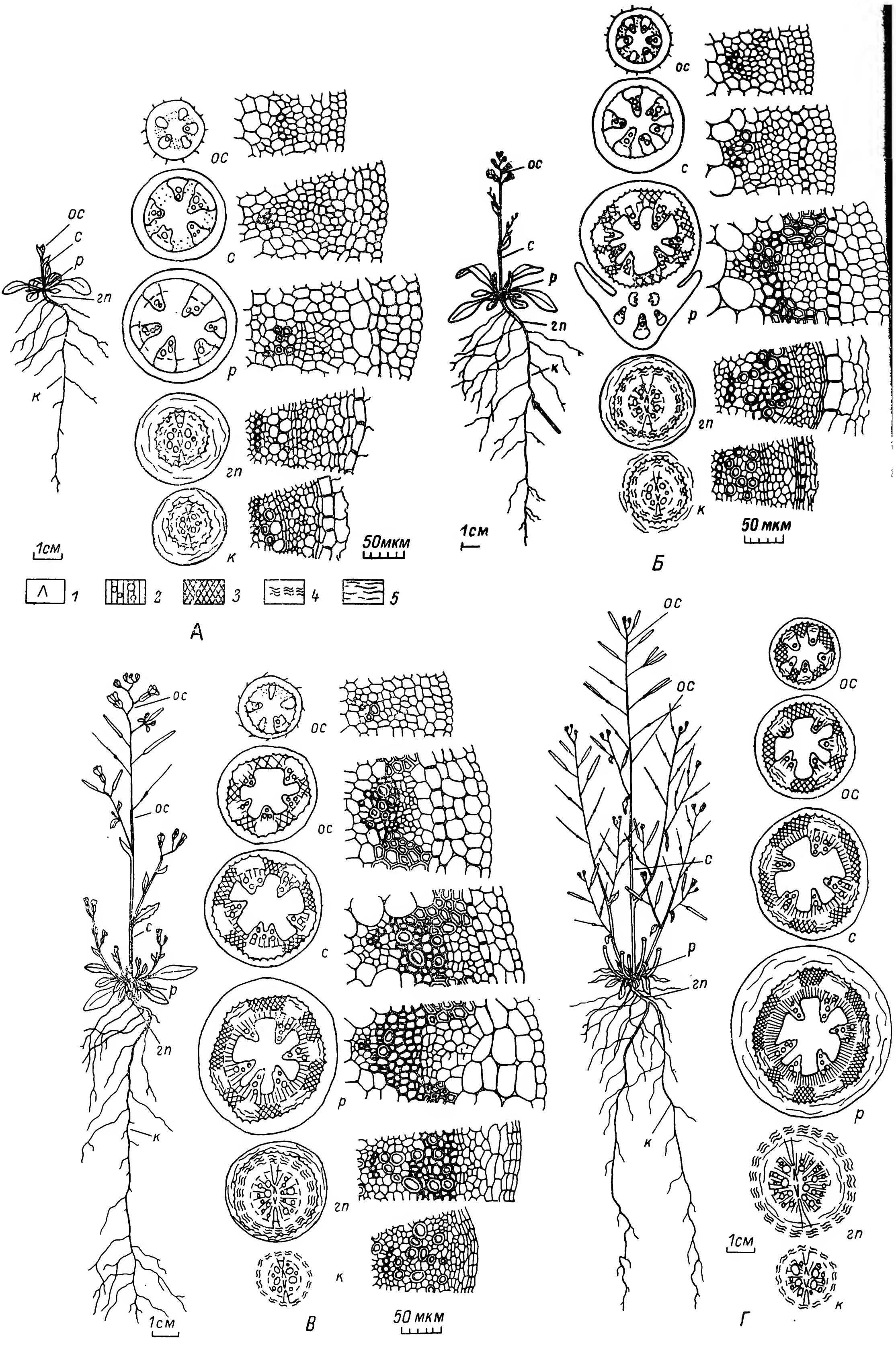
Ко времени превращения вегетативного конуса нарастания в репродуктивный растение, особенно его побег, слабо развито. Розетка в диаметре 1.5—2 см содержит 4—5 листьев, из которых длина первых двух — 5—6 мм и они уже заканчивают свой рост; следующие за ними листья только развертываются, а остальные находятся в почке.

Ткани формирующегося стебля еще очень молодые, в основном первичные (рис. 1, *В*). В укороченном стебле за эпидермой следует двух-трехрядная коровая паренхима шириною 45—50 мкм, состоящая из мелких сомкнутых клеток с хлоропластами. Сердцевина узкая, около 100 мкм в диаметре, в ее поперечнике можно насчитать 4—5 клеток. Проводящая система образована трехпучковыми листовыми следами в сближенных однолакунных узлах и синтетическими пучками. Очень мелкие проводящие пучки разобщены трех-пятирядными сердцевинными лучами. Листовые следы составлены только первичными тканями. В синтетических пучках в основании розетки есть камбий, но еще малодеятельный: в ксилеме, почти равной по площади флоэме, насчитывается 6—8 узких (диаметром 5—6 мкм) спиральных сосудов. Одревесневают только оболочки сосудов.

Как и у растений *A. thaliana*, растущих в природных условиях, в пробирочной культуре (Папонова, 1975) корень растет быстрее, чем побег. У ювенильного растения главный корень достигает 7—8 см длины и сильно ветвится.

В гипокотиле и главном корне в отличие от проростка отчетливо виден камбий. Кроме спиральных, образуются редкие лестничные сосуды, но вторичный рост незначительный, особенно в корне, который продолжает оставаться нитевидным.

Заметное разрастание розетки происходит при формировании соцветия. У растения в возрасте около трех недель одновременно с удлинением оси соцветия разрастаются междоузлия у двух (реже у большего числа) верхних, ближай-


ос
с
р
гп
к
1см
50мкм
1
2
3
4
5
А
ос
с
р
гп
к
1см
50 мкм
Б
ос
ос
с
р
гп
к
1см
50 мкм
В
ос
ос
с
р
гп
к
1см
Г

ших к соцветию метамеров. Остальные 6—8 (часто и больше) листьев находятся в розетке, диаметр которой в это время 5—6 см. Пластинка листа состоит из 1—2 слоев столбчатой и 2—3 слоев губчатой паренхимы. В средней жилке наиболее крупных листьев появляются сосуды вторичной ксилемы.

Листья нижнего, среднего и верхнего ярусов растения различаются по форме, размерам и продолжительности жизни. Ярусная морфобиологическая изменчивость листьев определяется в основном условиями, при которых происходит их формирование, и коррелирует с развитием побега и корневой системы (Кондратьева-Мельвиль, 1979, 1980). Первые за семядолями два листа, заложившиеся у однодневного проростка (у скороспелой расы — у зародыша), длиною 5—7 мм, длинночерешковые, округло-овальные, цельнокрайные. Листья среднего яруса значительно крупнее, лопатчатые или продолговато-ланцетные; они закладываются в почке шести-восьмидневного проростка, а их внепочечное развитие протекает у растения с формирующейся листовой розеткой и развитой корневой системой (рис. 2, *А*). Листья двух-трех верхних метамеров продолговатые, 1.5—2 см длиной, большей частью цельнокрайные, сидячие на удлиняющейся во время бутонизации верхней части стебля. Заложение этих листьев предшествует превращению конуса нарастания розетки в репродуктивный. Их внутрипочечный рост происходит одновременно с развитием первых цветков кисти. К началу цветения эти листья перестают расти.

Репродуктивный период органогенеза в 4—5 раз длиннее вегетативного. Заложение цветков на конусе нарастания главной оси соцветия продолжается до осени. Как известно, у крестоцветных боковые оси первого порядка заканчиваются цветком, а конус нарастания главной оси соцветия долго остается в префлоральном состоянии (Ростовцева, 1974). Период цветения и особенно плодоношения у арабидопсиса растянутый. Кисть одновременно несет зачатки цветков, бутоны, цветки, молодые и зрелые плоды. Количество стручков в кисти варьирует в зависимости от погодных условий, интенсивности ветвления. При характерном для арабидопсиса продолжительном генеративном органогенезе образуется много стручков; в среднем в завязи может быть до 30 семезачатков (Ивашкина, 1975), а общее число семян на растении колеблется в зависимости от расы и условий жизни от сотен до нескольких тысяч (Папонова, 1969; Иванов, 1974). У скороспелой расы рост соцветия не столь продолжительный и семенная продуктивность значительно ниже.

Высота цветоносного побега сильно варьирует в зависимости от условий произрастания и возраста растения. У растений, выращенных нами в открытом грунте, высота побега в начале цветения достигала 3—5, а выращенных в пикировочных ящиках — 6—15 см, причем половину его длины составляет ось соцветия. Генеративный конус нарастания арабидопсиса более выпуклый, чем вегетативный, стержневая зона хорошо заметна, в ней совершаются многочисленные деления клеток (Vaughan, 1955) и ось соцветия продолжительное время удлиняется. У плодоносящего растения бо́льшая часть длины побега приходится на соцветие, так как нарастание кисти продолжается долго.

Рост пазушных побегов происходит во время репродуктивного развития. Пазушные почки закладываются у всех листьев. Зачатки пазушных почек возникают из остаточной верхушечной меристемы. У скороспелой расы пазушных побегов образуется мало, иногда в розетке их нет.

При заложении первых листьев в пазушной почке возникает прокамбий, он развивается базипетально и причленяется к пучкам листового следа, в пазухе которого заложилась почка (Vaughan, 1955).

Пазушные почки вырастают в побеги последовательно вниз по стеблю от ближайшей к соцветию. Рост пазушных побегов стеблевых листьев начинается во время явной бутонизации, а пазушных побегов розетки — во время цветения.

Рис. 2. Строение стебля и корня *Arabidopsis thaliana* в репродуктивный период развития.

А — бутонизация, *Б* — цветение, *В* — начало плодоношения, *Г* — полное плодоношение. *1* — первичная ксилема в корне и гипокотиле, *2* — вторичная одревесневшая ксилема, *3* — одревесневшая механическая ткань, *4* — перидерма, *5* — разрушающиеся и деформированные ткани; *ос* — ось соцветия, *с* — стебель, остальные обозначения, как на рис. 1. *Стрелкой* показано симподиальное нарастание главного корня.

В пазушных почках образуется меньше листьев, чем на главном побеге, так как вслед за образованием на главном побеге репродуктивных органов пазушные побеги прекращают формирование листьев и также вступают в фазу бутонизации. Пазушные почки стеблевых листьев, т. е. листьев верхних метамеров, заложившиеся незадолго до образования соцветия, успевают образовать всего один-два листа до бутонизации. Удлиненные побеги, развившиеся из этих почек, несут один-два сидячих листа и кисть, которая зацветает вслед за главной. В розетке число листьев в пазушных почках возрастает в каждом нижерасположенном узле. Эти почки дают розеточные побеги второго порядка, на которых в свою очередь образуются розеточные побеги третьего порядка, также заканчивающиеся многоцветковыми кистями, поэтому число прикорневых листьев у цветущего и даже плодоносящего растения продолжает возрастать и доходит до 20—30.

Рост главного корня замедляется или приостанавливается у растения при формировании соцветия, но часто возобновляется в момент цветения. Нередко кончик главного корня отмирает, что иногда сопровождается симподиальным нарастанием корня (рис. 2, *Б*). В этом случае боковой корень, развивающийся вблизи отмершего кончика главного корня, продолжает направление роста последнего. В результате этого восстанавливается стержневая корневая система, а сам стержневой корень оказывается составленным из осей разных порядков. Это наблюдалось у ряда травянистых двудольных (Водолазский, 1982). Для *A. thaliana* отмечалась большая морфологическая лабильность корневой системы в зависимости от условий произрастания (Папонова, 1975). Различия длины главного корня, интенсивности его ветвления наблюдались и нами при выращивании растений и в ящике, и на грядке. На рис. 2 можно видеть некоторые типы корневых систем (по Голубеву, 1962): стержневую, с главным корнем, максимально разветвленным в верхней части (рис. 2, *Б*), стержневую, с главным корнем, максимально разветвленным в верхней и нижней частях (рис. 2, *В*), стержневую многоосевую простую (рис. 2, *Г*).

Во время цветения и плодоношения продолжается образование придаточных корней на гипокотиле и в основании розеточных пазушных побегов. Образование новых придаточных корней усиливается в период репродуктивного развития, когда замедляется удлинение главного корня и прекращается рост семядолей и первых листьев. Позднее придаточные корни появляются и в основании розеточных пазушных побегов. У скороспелой расы ветвление побега слабее и придаточных корней образуется меньше.

Зависимость процессов гистогенеза от внешнего строения и физиологического состояния растения отчетливо проявляется и в период генеративного развития. Разные по возрасту и морфологии укороченный стебель розетки и удлиняющиеся ось соцветия и верхние междоузлия побега различаются и по своему анатомическому строению. В фазу бутонизации удлиняющаяся часть побега составлена исключительно первичными тканями (рис. 2, *А*). Тонкостенная эпидерма одевает двухслойную, шириною 40—60 мкм коровую паренхиму. Клетки эндодермы в оси соцветия мало отличаются от паренхимных клеток первичной коры, а в удлиняющейся части стебля они крупнее в 1.5 раза; оболочки ее клеток утолщены. Сердцевина узкая, 4—5 клеток по диаметру (150—170 мкм). Проводящая система образована малым числом пучков, сердцевинные лучи четырех-шестирядные, их клетки неодревесневшие. В оси соцветия проводящие пучки являются следами бутонов (прицветников нет), они составлены преимущественно или только из первичной флоэмы. В стебле, кроме следов бутонов, формируются следы верхних еще растущих листьев, в них тоже преобладает флоэма. В некоторых пучках появляется камбий. В оси соцветия дифференцируются кольчатые и спиральные сосуды, в стебле — спиральные; просвет сосудов — 5—8 мкм.

Розетку, формирование которой началось еще у ювенильного растения, составляют чаще всего 6—8 листьев. Они продолжают разрастаться, кроме первых, очень мелких листьев. Стебель розетки значительно шире, чем удлиняющиеся междоузлия, главным образом за счет увеличения объема клеток сердцевины, а также возрастания их числа. По сравнению с розеткой ювенильного растения оно в 2 раза больше вследствие их делений в перимедуллярной зоне при разрастании листьев розетки. Проводящая система розетки имеет пучковое строение, в пучках происходит вторичный рост. Площадь ксилемы становится равной площади флоэмы или начинает превышать ее. В ксилеме появляются лестничные сосуды, просвет их почти в 2 раза меньше, чем у формирующихся в это время сосудов в гипокотиле и корне.

Во время цветения главной кисти рост стеблевых листьев прекращается, а пазушные побеги начинают зацветать. В оси соцветия и в удлиняющихся междоузлиях главного побега число клеток по ширине коры и сердцевины остается прежним. Отчетливее, чем при бутонизации, выделяется эндодерма (рис. 2, *Б*). Проводящая система сохраняет пучковое строение, вторичный рост незначителен: в радиальном ряду вторичной ксилемы содержится всего 1—2 спиральных сосуда диаметром 6—8 мкм.

Когда рост листьев розетки замедляется или заканчивается, трогаются в рост их пазушные почки. Это сказывается на анатомическом строении розетки: немного увеличивается диаметр сердцевины за счет деления клеток перимедуллярной зоны, усиливается деятельность пучкового камбия, в основании розетки появляется межпучковый камбий. Площадь проводящих пучков увеличивается; в радиальном ряду вторичной ксилемы содержится уже 3—4 сосуда, причем на границе с камбием образуются лестничные сосуды диаметром 16—17 мкм, они в 1.5 раза шире сосудов, отложенных камбием во время бутонизации. В гипокотиле и корне также наблюдается усиление камбиальной деятельности. Непрерывное камбиальное кольцо продуцирует довольно много точечных сосудов, просвет которых от 17 до 25 мкм.

Вместе с образованием новых элементов проводящих тканей в розетке, гипокотиле и базальной части корня в этих, более взрослых частях растения усиливаются возрастные анатомические изменения. Ксилема, отложенная после формирования соцветия, быстро одревесневает. Элементы первичной флоэмы в розетке и верхних метамерах разрастаются и теряют протопласт. Клетки коровой паренхимы сильно увеличиваются и начинают разрушаться. В перицикле гипокотиля и корня образуется пробка.

В онтогенезе *A. thaliana* наиболее продолжительна фаза плодоношения. При свойственной арабидопсису высокой семенной продуктивности растение в отличие от ряда видов однолетников отмирает значительно позже после наступления плодоношения. Во время созревания даже большей части стручков вторичный рост полностью не прекращается. Нарастающая кисть арабидопсиса длительное время содержит формирующиеся цветки, молодые и зрелые плоды. Плоды в начале развития содержат много первичной меристемы — в околоплоднике, плацентах, семезачатках. Известно, что завязь и зародыши являются источником фитогормонов (Катунский, 1936; Леопольд, 1968). Стимуляторы роста обнаружены в развивающихся генеративных органах многих травянистых растений (Муромцев, Агнистикова, 1973; Чельцова, 1980, и др.). Естественно, что формирующиеся плоды, подобно молодым листьям, стимулируют развитие проводящих тканей, что наблюдалось в оси соцветия и в стебле бобов, горчицы (Кондратьева-Мельвиль, 1971, 1979). То же замечено нами и у арабидопсиса. В оси соцветия на уровне молодых плодов почти во всех пучках происходит, хотя и незначительный, вторичный рост, на границе с камбием находятся спиральные, еще не одревесневшие сосуды. В верхней же части кисти, несущей бутоны и цветки, ткани первичные и лишь в некоторых пучках появляется камбий. В нижней части кисти, где расположены зрелые стручки, вторичный рост отсутствует (рис. 2, *Г*). Размеры пучков и их гистология показывают, что во время формирования стручков в пучках соцветия функционировал камбий, но вслед за образованием нескольких сосудов он начинал продуцировать мелкие клетки древесинной паренхимы. Известно, что при созревании плодов в них исчезают ростовые вещества (Зединг, 1955; Полевой, 1969; Либберт, 1976, и др.).

У плодоносящего растения еще более возрастают различия в анатомическом строении между верхними удлиненными междоузлиями и укороченным стеблем розетки (рис. 2, *Г*). В удлинившихся междоузлиях побега сохраняется пучковое строение проводящей системы. Видимость ее кольцевого строения создается за счет одревеснения межпучковой паренхимы. Вторичный рост выражен только в синтетических пучках, включающих следы боковых, еще нарастающих репродуктивных побегов, но камбий продуцирует лишь мелкую, быстро одревесневающую паренхиму.

Иное анатомическое строение имеет стебель розетки. Листья розетки уже не растут, но еще продолжается рост прикорневых пазушных побегов (иногда многочисленных). Розеточные пазушные побеги крупнее и дольше растут, чем пазушные побеги стеблевых листьев, так как развились из почек, которые более длительное время находились в вегетативном состоянии. В стебле розетки от начала цветения до созревания плодов на главном побеге создается кольцевое строение его проводящей системы. Однако гистологический состав последних производных камбия свидетельствует о том, что импульс, стимулирующий его работу, ослабевает. Флоэмы откладывается очень мало, по всей окружности двух-трехрядной камбиальной зоны продуцируется быстро одревесневающая бессосудистая древесина; сосуды в ней в виде выступов, вдающихся в сердцевину, приурочены к ранее отложенной ксилеме.

К концу вегетации в ксилеме нередко видны два слоя прироста. В первом слое ксилема, содержащая спиральные сосуды, образуется при разрастании листьев розетки, а во время бутонизации откладывается древесинная паренхима. Во втором слое прироста образование ксилемы с сосудами большего диаметра (сетчатыми и точечными диаметром 15—17 мкм) связано с ростом пазушных побегов розетки, а древесины, лишенной сосудов, — с созреванием большей части плодов.

В гипокотиле и корне к концу вегетации тоже заметен спад вторичного роста. Камбий прерывистый, его производные местами имеют вид недифференцированной ткани. Наиболее крупнопросветные сосуды диаметром 22—25 мкм приурочены к средней части толщи ксилемы, а в прикамбиальной ксилеме сосудов меньше и они узкие.

Поддержанию камбиальной деятельности в розетке и гипокотиле плодоносящего растения, очевидно, способствует развитие розеточных пазушных побегов. Ветвление влечет за собою усиление вторичного роста в стебле (Александров, Александрова, 1932; Кондратьева-Мельвиль, 1951). У скороспелой расы боковых побегов мало или они вовсе не образуются, соответственно более узкое кольцо проводящих тканей в розетке и гипокотиле.

У растений с созревающими плодами на главном и пазушных побегах, листья которых прекратили рост и началось их отмирание, усиливаются возрастные анатомические изменения. Это связано с тем, что в созревающих плодах, как и в старых листьях, вырабатываются вещества, ускоряющие старение клеток (Молотковский, 1961; Леопольд, 1968; Либберт, 1976, и др.). Во всем растении возрастает одревеснение вторичной ксилемы, некоторые сосуды в корне и гипокотиле закупориваются продуктами распада отмирающих клеток паренхимы. Элементы флоэмы сильно разрастаются, теряют протопласт и деформируются; постепенно бо́льшая часть флоэмы становится непроводящей.

По мере созревания большинства плодов на всех побегах и ослабления активности верхушечных меристем камбий исчезает сначала в генеративной сфере побега, затем и во всем растении (рис. 2, *Г*). Он дольше задерживается в основании растения, если еще продолжается рост пазушных розеточных побегов. Биологическая суть старения заключается в ослаблении процессов обновления макро- и микроструктур (Казарян, 1969; Гупало, Скрипчинский, 1971). Усиление процессов старения тканей и ослабление обновления структур при отсутствии деятельных меристем и растущих органов приводят к отмиранию растения. У растений скороспелой расы, у которых раньше затухают процессы роста вследствие менее продолжительного органогенеза, более слабого ветвления и меньшего количества придаточных корней, продолжительность жизни более короткая, чем у *A. thaliana*.

Изучение морфогенеза *A. thaliana* показало, что период вегетативного развития в 4—5 раз короче репродуктивного; особенно короткое время растение пребывает в ювенильном состоянии. Структурно-биологическими особенностями арабидопсиса являются сравнительно хорошая морфологическая и анатомическая дифференциация очень мелкого зародыша, высокая выживаемость проростков, продолжительный, хотя и слабый, вторичный рост, ранний переход к репродуктивному развитию, длительная фаза плодоношения. Относительно продолжительная при этом жизнь растения в основном определяется многократным возникновением очагов первичной меристемы при развитии большого числа пазушных розеточных побегов, образовании зачатков придаточных корней и комплекса меристем в формирующихся многочисленных плодах на главном и боковых побегах.

ЛИТЕРАТУРА

Александров В. Г., Александрова О. Г. (1932). О влиянии веток на структуру стебля травянистого растения. Тр. прикл. бот. ген. сел., сер. 3, 2. — Водолазский Л. Е. (1982). Развитие структуры в онтогенезе *Chamaenerion angustifolium* и *Chamaenerion angustissimum* (*Onagraceae*). Бот. ж., 67, 1. — Голубев В. Н. (1962). Основы биоморфологии травянистых растений центральной лесостепи. Тр. Центр.-черноземн. гос. заповед., 7. Воронеж, Изд. Воронеж. гос. унив. — Гупало П. И., Скрипчинский В. В. (1971). Физиология индивидуального развития растений. М., Колос. — Зединг Г. (1955). Ростовые вещества растений. М., Мир. — Иванов В. И. (1974). Радиобиология и генетика арабидопсиса. В кн.: Проблемы космической биологии, 27. М., Наука. — Ивашкина Л. А. (1975). Анатомическое исследование *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. Учен. зап. Пермск. гос. пед. инст., 141. — Казарян В. О. (1969). Старение высших растений. М., Наука. — Катунский В. М. (1936). О причинах пре- и постфлоральных движений цветоножек и стеблей. ДАН СССР, 3 (12), 7 (102). — Квитко К. В., Мюллер А. (1961). Новый объект генетических исследований — *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. Исследования по генетике, 1, 79. ЛГУ. — Кондратьева-Мельвиль Е. А. (1951). Значение листа и ветки в формировании проводящего аппарата стебля травянистых двудольных растений. Бюл. ЛГУ, 28. — Кондратьева-Мельвиль Е. А. (1971). Влияние развивающегося плода на проводящие пучки стебля *Vicia faba* L. Бот. ж., 56, 11. — Кондратьева-Мельвиль Е. А. (1979). Развитие структуры в онтогенезе однолетнего двудольного растения. Тр. Лен. общ. естествоисп., 74, 3. — Кондратьева-Мельвиль Е. А. (1980). Ярусная изменчивость листьев в онтогенезе однолетнего двудольного растения. Бот. ж., 65, 8. — Леопольд А. (1968). Рост и развитие растений. М., Мир. — Либберт Э. (1976). Физиология растений. М., Мир. — Молотковский Г. Х. (1961). Полярность развития растений. Львов, Изд. Львов. гос. унив. — Муромцев Г. С., Агнистикова В. Н. (1973). Гормоны растений гиббереллины. М., Наука. — Папонова И. Т. (1969). Некоторые морфобиологические особенности *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. Учен. зап. Пермск. гос. пед. инст., 68. — Папонова И. Т. (1975). О внутривидовой изменчивости корневой системы *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. Учен. зап. Пермск. гос. пед. инст., 141. — Папонова И. Т., Мотыль Л. А. (1975). К вопросу о возможности использования некоторых количественных признаков при оценке приспособленности популяций *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. Учен. зап. Пермск. гос. пед. инст., 141. — Полевой В. В. (1969). Физиология и биохимия действия ауксина и гиббереллина. Автореф. докт. дис. Л. — Ростовцева З. П. (1974). Методические указания по изучению верхушечной меристемы в связи с органогенезом. М., МГУ. — Чельцова Л. П. (1980). Рост конусов нарастания побегов в онтогенезе растений. Новосибирск, Наука. — Яковлев М. С., Алимова Г. К. (1976). Эмбриогенез у *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. (*Cruciferae*). Бот. ж., 61, 1. — Vaughan J. G. (1955). The morphology and growth of the vegetative and reproductive apices of *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh., *Capsella bursa-pastoris* (L.) Medic. and *Anagallis arvensis* L. J. Linn. Soc. London (Bot.), 55, 359.

Ленинградский государственный университет.

Получено 29 IV 1981.

SUMMARY

In the course of investigation of morphogenesis in *Arabidopsis thaliana* from the time of germination up to necrosis, the duration of the age periods of ontogenesis is established; interdependence in the development of the plant organs and correlation between the morphological and anatomical processes is traced.

Structural-biological peculiarities of *A. thaliana* are the early transfer to the reproductive development, a prolonged phase of fruit bearing as well as a weak, though a continuous secondary growth.

Repeated formation of focuses of primary meristem during the development of adventitious roots, numerous axillary shoots and fruits in the beginning of their initiation to a great extent define relatively continuous life of this plant.

СООБЩЕНИЯ

УДК 634.0.55 : 582.623

Е. И. Гольтраф

ИССЛЕДОВАНИЕ ДРЕВЕСИНЫ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *POPULUS (SALICACEAE)* С ПОМОЩЬЮ СКАНИРУЮЩЕЙ ЭЛЕКТРОННОЙ МИКРОСКОПИИ

H. I. GOLTRAF. A STUDY OF WOOD OF SOME *POPULUS* SPECIES (*SALICACEAE*) WITH THE AID OF SCANNING ELECTRON MICROSCOPY

Исследование показало, что различные виды рода *Populus*, плохо различимые по анатомическому строению древесины, изученной на световом уровне, достаточно четко различаются на фотографиях, полученных при помощи сканирующего электронного микроскопа. Выявленные отличия связаны с размерами, конфигурацией и расположением отверстий пор как в первую очередь на полях перекреста стенки сосуда с лучами, так и у межсосудистой поровости. Тем самым показано диагностическое значение исследования древесины на сканирующем микроскопе.

Новозеландские исследователи (Butterfield, Meylan, 1975), французская школа анатомов (Benayoun et al., 1981, и др.) и японские ксилотомисты (Ishida, Ohtani, 1974; Ohtani, Ishida, 1978) рассматривают особенности строения какого-либо одного вида древесины, выявленные с помощью сканирующего микроскопа, или, напротив, иллюстрирующие какой-либо один признак (обычно тип перфораций) у значительного числа родов и видов различных семейств. Чисто диагностические работы, выполненные этой методикой, нами в литературе не отмечены.

Строение древесины тополей изучено достаточно подробно. Соответствующие описания имеются во многих монографиях (Greguss, 1945, 1959; Гамерман и др., 1946; Schmidt, 1950; Вихров, 1959; Panshin, Zeeuw, 1970; Grosser, 1977; Schweingruber, 1978, и мн. др.).

Древесинам сем. *Salicaceae* посвящена диссертация М. С. Гзырян (1952). Она делает вывод, что виды тополя по строению древесины практически неотличимы друг от друга, а наблюдающиеся различия скорее являются различиями между образцами, чем между видами.

В предлагаемой работе мы попытались выявить различия в строении древесины у разных видов одного рода — *Populus*.

Учитывая, что анатомические различия наиболее целесообразно искать у представителей разных секций, мы выбрали для изучения и выявления особенностей строения следующие виды: 1. *Populus tremula* — тополь дрожащий, осина (секция *Leuce*, подсекция *Trepidae*); 2. *P. alba* — тополь белый (секция *Leuce*, подсекция *Albidae*); 3. *P. balsamifera* — тополь бальзамический (секция *Eupopulus*, подсекция *Balsamifera*); 4. *P.×sovetica* — тополь советский (гибрид тополя белого ♀ и тополя Болле ♂).

Выбор именно этих видов обусловлен тем, что они, кроме тополя советского, являются «чистыми» представителями различных секций. Последний вид взят нами для определения влияния сложной наследственности на микростроение древесины.

По данным многочисленных исследований, древесина мужских и женских особей представителей рода *Populus* различается по многим элементам строения (Ильин, 1972; Косоуров, Игнатенко, 1973). Различия эти носят количественный, а не качественный характер. В своем исследовании микростроения древесины представителей сем. *Salicaceae* мы сочли целесообразным при подборе объекта придерживаться строгой половой дифференциации; мы брали древесину женских особей как более распространенных и менее ценных в плане благоустройства и озеленения.

Образцы для анатомического исследования отбирали на территории Московского лесотехнического института в парковой зоне по общепринятой методике. В качестве модельных были выбраны деревья, достигшие 20-летнего возраста, что для быстрорастущих тополей является возрастом зрелости. Все образцы брали с двух последних годичных слоев.

Изучение ультраструктуры древесины тополя вели на радиальных и тангентальных срезах, приготовленных с помощью санного микротома. Так как древесина относится к диэлектрикам, образцы предварительно напылялись тонким (500 Å) слоем металла (серебра), для чего использовалась напылительная установка ВУП-2К. Исследования проводили с помощью сканирующего электронного микроскопа «Stereoskan-4» при ускоряющем напряжении 20 кв и токе зонда $3-10^{-9}$ А. Диапазон увеличений в пределах от 700 до 20 000×. Всего исследовано около 800 микропрепаратов. Полученные картины исключительно рельефны и несравненно точнее показывают детали строения, чем на микрофотографиях, выполненных с помощью светового микроскопа. Уже одно это обстоятельство, как нам представляется, оправдывает использование сканирующего микроскопа в сравнительной ксилотомии.

Поскольку древесина всех видов рода *Populus* состоит из одноименных и весьма схожих элементов строения, наши исследования шли в направлении фиксирования тонких различий, характерных для определенного вида.

Как видно из рис. 1, *1*, *2* (см. вклейку), поры на внутренних стенках сосудов (внутренние отверстия окаймленных пор) у тополя белого и осины различаются следующими признаками: у тополя белого они в 2—3 раза крупнее и более заглубленные, так что внутренняя стенка сосуда становится как бы рифленой; на поверхности, свободной от пор, появляются ложбиновидные выемки, разделенные перегородками. У осины стенки сосуда между порами плавно приподнимаются. Таким образом, поверхность внутренней стенки сосуда у тополя белого более рельефная, чем у осины. Отверстия пор у обоих видов сильно скошены: почти под углом 30°.

У тополя бальзамического характер отверстий пор на внутренних стенках сосудов отличается от двух вышеописанных видов: внутренние отверстия окаймленных пор крупнее, чем у осины, и мельче, чем у тополя белого. Ориентированы они почти горизонтально. Неровности между порами выражены менее отчетливо, внутренняя стенка сосуда более гладкая, чем у других видов (рис. 1, *3*).

Как и следовало ожидать, у тополя советского ясно проявляются материнские признаки, ослабленные, по-видимому, наследственностью со стороны отцовского растения: на одном и том же препарате наблюдается значительная вариабельность исследуемого признака. Поры на внутренней стенке сосуда хотя и выражены рельефно, как у материнского растения, на некоторых участках имеют более редкое, островное расположение, отверстия пор вытянуты так же, как и у тополя белого, но по своей конфигурации значительно у́же (рис. 1, *4*).

Большой интерес представляют также особенности характера пор на полях перекреста сосудов и лучей. У осины форма отверстий пор сильно варьирует, однако в большинстве случаев — это неправильный эллипс, заметно вытянутый в горизонтальном направлении. Некоторые отверстия имеют щелевидную форму. Отверстия расположены супротивно. Горизонтальные перегородки между рядами отверстий (стенка сосуда, лишенная пор) широкие, равные или превышающие по ширине малый диаметр эллипса отверстия (рис. 2, *1* — см. вклейку).

Тополь бальзамический характеризуется более округлыми по сравнению с осиной отверстиями, и их форма в массе эллипсовидная, щелевидных отверстий не встречается. Горизонтальные перегородки между отверстиями более тонкие, их ширина в 2—4 раза меньше диаметра отверстия поры. Вследствие округлой формы отверстий перегородки у концов их рядов как бы закругляются (рис. 2, *3*).

У тополя белого форма отверстий изменяется от почти квадратной до почти округлой. Размеры их одинаковы в горизонтальном и в вертикальном направлениях, расположены они супротивно. Поперечные перегородки между рядами пор выпуклые, широкие, равные по ширине примерно половине диаметра отверстий (рис. 2, *2*).

У тополя советского отверстия — в виде правильного эллипса. В отличие от трех вышеописанных видов тополя, у которых отверстия расположены супротивно и вследствие этого как бы объединены горизонтальной перегородкой в ряд, а сама перегородка имеет резко выраженную линейную форму, у тополя советского расположение отверстий очередное, в результате чего стенка сосуда, лишенная пор, напоминает внутреннюю стенку при межсосудистой поровости (рис. 2, *4*).

На данном этапе исследования нам не удалось обнаружить никаких новых деталей строения пор между сосудами. Характер межсосудистой поровости, выявляемый в электронном растровом микроскопе, вполне соответствует описанию, полученному с помощью светового микроскопа, и зрительно у разных исследуемых видов не различается. Однако, исходя из литературных данных, можно предположить, что именно здесь могут встретиться различные тонкие особенности строения, поэтому в дальнейшей работе следует уделить этому вопросу больше внимания.

Весьма интересная картина представляется на рис. 3, *1* (см. вклейку). У тополя белого рядом с сосудом расположены сразу три тяжа древесной паренхимы. Отчетливо видны перегородки между клетками. Такое количество паренхимной обкладки не свойственно представителям сем. *Salicaceae*, так как известно, что вазицентрическая паренхима в древесине у них скудная, т. е. сосуд окружен местами прерывающимся одним слоем паренхимных клеток. В том случае, если дальнейшие исследования подтвердят наличие в древесине тополя белого 2—3-слойной вазицентрической паренхимы, такие данные будут иметь большое как теоретическое, так и практическое значение.

По литературным данным (Гзырян, 1952; Вихров, 1959, и др.), в древесине тополя наряду с простыми волокнами либриформа имеются перегородчатые и только у видов подрода *Turanga* встречаются сосудистые трахеиды (Гзырян, 1952). В пособии для экспертов по определению древесины (Бордонос, Рудич, 1970) у тополя белого отмечается наличие исключительно волокон либриформа, а в древесине осины — также и сосудистых трахеид.

С помощью сканирующего электронного микроскопа на стенках прозенхимной ткани в древесине тополя советского выявлены ясно выраженные окаймленные поры, что позволяет отнести данный элемент механической ткани к волокнистым трахеидам (рис. 3, *2*).

Электронномикроскопические исследования строения древесины представителей рода *Populus* подтвердили имеющиеся в литературе сведения об относительной однородности их древесины.

По мнению А. А. Яценко-Хмелевского (личное сообщение), эволюция рода *Populus* шла не в направлении изменения древесины, а по пути изменения формы и цвета листьев, их опушения, формы и цвета коры и т. д. Что касается древесины, то она, достигнув однажды достаточной степени совершенства, далее не эволюционировала.

Однако нам удалось у разных видов рода обнаружить некоторые различия, имеющие место в тонкой структуре гистологических элементов древесины. Наиболее заметно различаются размеры, конфигурации и расположение отверстий пор на полях перекреста стенок сосудов с лучами. Осина и тополь бальзамический отличаются друг от друга по этим признакам в такой степени, что возможна их идентификация. Однако отличия вышеназванных видов от тополя белого гораздо более очевидны, что вполне соответствует систематическому положению изучаемых видов. Что касается гибридного тополя советского, то в его древесине, по-видимому, имеет место менделевское расщепление признаков родителей, хотя доминируют многие признаки тополя белого (материнское растение).

В строении внутренних стенок сосудов в межсосудистой поровости также выявлены определенные различия: форма, размер и ориентация внутренних отверстий окаймленных пор варьируют в пределах рода, причем тополь бальзамический резко отличается от осины и тополя белого как по вышеназванным признакам, так и по общей архитектонике внутренней стенки сосуда.

Весьма неожиданным оказалось наличие 3-слойной паренхимной обкладки сосуда в древесине тополя советского. Как известно, тополь имеет древесину со скудно-вазицентрической паренхимой, и подобное явление выходит из рамок установленных правил. Возможно, что этот факт, так же как и нахождение в древесине тополя советского волокнистых трахеид, является случаем своего рода атавизма, встречающегося даже у высокоспециализированных древесин.

Приведенные данные показывают, что «ультрадиагностика» древесины с помощью сканирующего микроскопа, охватывающая те категории признаков, которые не могут быть различимы на световом микроскопе, является весьма многообещающей областью исследования.

В заключение приношу искреннюю благодарность А. А. Яценко-Хмелевскому и А. Е. Васильеву за ряд ценных советов и указание на некоторые литературные источники.

ЛИТЕРАТУРА

Богданов П. Л. (1960). Размеры древесных волокон у гибридных тополей. Лесн. ж., 1. — Бордонос Т. Г., Рудич Д. С. (1970). Судебно-биологическая экспертиза мелких частиц древесины. Киев. — Вихров В. Е. (1959). Диагностические признаки древесины. М., Изд. АН СССР. — Гзырян М. С. (1952). Семейство *Salicaceae* и его положение в системе покрытосеменных по данным анатомии древесины. Автореф. канд. дис. Ереван. — Гаммерман А. Ф., Никитина А. А., Николаева Г. Л. (1946). Определитель древесины по микроскопическим признакам. М.; Л., Изд. АН СССР. — Ильин А. М. (1972). Количественно-анатомические особенности древесины мужских и женских особей осины. Науч. докл. высш. школы, Биол. науки, 11 (107). — Косоуров Ю. Ф., Игнатенко В. К. (1973). Длина древесного волокна (либриформа) у местных видов тополей и ив в Башкирии. В кн.: Тр. по лесн. хоз. Башкирской ЛОС. Уфа. — Яценко-Хмелевский А. А., Гзырян М. С. (1954). Анатомия древесин и экологическая эволюция двудольных. В кн.: Вопросы ботаники, 2, 827. — Benayoun J., Catesson A. M., Czaninski Y. (1981). A cytochemical study of differentiation and breakdown of vessel and walls. Ann. Bot., 47. — Butterfield B. G., Meylan B. A. (1975). Simple to scalariform combination perforation plates in *Vitex lucens* Kirk (*Verbenaceae*) and *Brachyglottis repanda* J. Br. et G. Forst (*Compositae*). I. A. W. A Bul., 3. — Greguss P. (1945). Bestimmung der mitteleuropaischen Laubholzer und Straucher auf xylotomischer Grundlage. Budapest. — Greguss P. (1959). Holzanatomie der europaischen Laubholzer und Straucher. Budapest. — Grosser D. (1977). Die Holzer Mitteleuropas. Berlin. — Ishida S., Ohtani J. (1974). An observation of the scalariform perforation plate of vessel in some hardwoods using scanning electron microscopy. Res. Bul. Col. Exp. For., Hokkaido Univ., 31, 1. — Meylan B. A., Butterfield B. G. (1975). Occurence of simple, multiple and combination perforation plates in the vessels of New Zealand woods. New Zealand J. Bot., 13. — Ohtani J., Ishida S. (1978). An observation on the perforation plates in Japanese Dicotyledonous woods using scanning electron microscopy. Res. Bul. Col. Exp. For., Hokkaido Univ., 35 (1). — Panshin A. J., Zeeuw C. de (1970). Textbook of wood technology. I. Structure, identification, uses and properties of the commercial woods of the United States and Canada. N. Y. — Schmidt E. (1950). Mikrophotographischer Atlas der mitteleuropaischen Holzer. Neudamm. — Schweingruber F. H. (1978). Mikroskopische Holzanatomie. Anatomie microscopique du bois. Structural variability of stem and twigs in recent and subfossil woods from Central Europe. Zürich.

Всесоюзный институт
судебной экспертизы,
Москва.

Получено 10 VII 1981.

УДК 581.4 : 581.44 : 582.572.4

З. Т. Артюшенко, А. В. Щепак

ВЕТВЛЕНИЕ ПОБЕГА У ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА *AMARYLLIDACEAE*

Z. T. ARTYUSHENKO, A. V. SCHEPAK. SHOOT BRANCHING IN THE REPRESENTATIVES OF THE FAMILY *AMARYLLIDACEAE*

Исследовались моно- и симподиальный типы ветвления у некоторых луковичных *Amaryllidaceae*. Моноподиальный тип ветвления свойствен родам *Galanthus*, *Leucojum*, *Sternbergia*, *Ungernia*, *Narcissus* и др., симподиальный — *Hippeastrum*, *Hymenocallis*, *Haemanthus*, *Nerine*, *Eucharis*, *Zephyranthes* и др. Единственным критерием моно- или симподиального ветвления луковичных растений является положение листа, следующего за цветоносом к центру луковицы. Если этот лист повернут к цветоносу брюшной стороной (верхней поверхностью) — ветвление моноподиальное, если спинной (нижней поверхностью) — симподиальное. Цветонос в последнем случае расположен между двумя листьями, повернутыми спинной стороной в одну сторону.

В случаях, когда лист, следующий за цветоносом, пленчатый и трудно определить его брюшную и спинную стороны, разобраться в этом помогает анатомическое исследование: ксилема всегда обращена к верхней эпидерме (брюшная сторона листа) — а флоэма — к нижней (спинная сторона листа).

В последнее время в работах, посвященных строению и развитию побега, часто обсуждается вопрос о ветвлении побега и характере его нарастания, однако четкого представления об этих двух процессах у ряда авторов нет. Очень часто процесс ветвления побега понимается как нарастание побега. Прежде чем перейти к анализу характера ветвления у амариллисовых, мы сочли необходимым остановиться на рассмотрении этих процессов.

Рост и нарастание побега всегда обусловлены деятельностью его верхушечной меристемы — конуса нарастания. При потере способности клеток к делению, приводящему к увеличению объема верхушки побега, нарастание побега прекращается. Это может быть вызвано различными причинами. В процессе своей активной деятельности конус нарастания в нижней части отчленяет боковые элементы — листья, в пазухе которых в дальнейшем из пазушной меристемы закладываются почки. Из этих почек развиваются боковые побеги, время их развития зависит от местоположения на побеге и от их назначения.

Расположение листьев на побеге всегда строго определенно. В пазухе листа никогда не возникает 2-й лист; он всегда образуется на первом узле пазушного побега, продолжая и повторяя характер листорасположения основного побега.

Ветвление побега начинается с образования боковых побегов. У покрытосемянных существует два типа ветвления: моноподиальный и симподиальный. Моноподиальное ветвление характеризуется тем, что конус нарастания главной оси побега из года в год продолжает свою деятельность до тех пор, пока какие-либо причины, например механическое повреждение верхушки побега, не прекращают ее. Тогда вместо главной оси вертикальное положение занимает боковая ось, у которой снова из года в год продолжается деятельность верхушки конуса нарастания, а ее ветвление происходит по моноподиальному типу.

Симподиальное ветвление характеризуется тем, что ежегодно в конце вегетационного периода конус нарастания верхушки побега прекращает свою деятельность и главная ось побега поэтому перестает расти в длину: в следующем вегетационном периоде ее место занимает ближайшая боковая ось. У травянистых растений причиной прекращения деятельности конуса нарастания главной оси является образование цветка или соцветия, на формирование которых расходуется вся апикальная меристема. В этом случае место главного побега занимают боковой побег или одновременно два боковых, которые в свою очередь после образования на их верхушке цветка или соцветия заменяются боковыми побегами III порядка, и т. д. У ряда древесных растений верхушка побега вместе с несколькими междоузлиями каждый год отмирает и в следующий вегетационный период место главной оси занимает боковая, образовавшаяся из почки, расположенной под отмершей частью побега. Оба описанных случая образования симподия закономерны.

Следовательно, термины моно- и симподиальность применимы к ветвлению побега, а не к его нарастанию, так как побеги с обоими типами ветвления растут верхушкой, в результате деятельности апикальной меристемы конуса нарастания главной или боковых осей. У растений с достаточно хорошо выраженными междоузлиями установление характера ветвления не представляет особых затруднений. Но у растений, междоузлия которых очень сближены, решить этот вопрос весьма затруднительно. К числу таких растений относятся луковичные; стебель у них сильно укорочен и представлен так называемым донцем, на котором располагаются сближенные между собою листья.

Установление типа ветвления у луковичных амариллисовых привлекает ботаников, начиная с прошлого столетия. Для четкого определения характера ветвления у луковичных растений использовались разные критерии.

Поскольку у разных авторов мнения по этому вопросу противоречивы, мы решили изучить как можно больше уже исследованных в этом направлении объектов и привлечь новые, чтобы иметь достаточно материала для сравнения и выводов. Исследовали растения умеренных, субтропических и тропических широт, произрастающие в открытом грунте и в оранжереях Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР.

Растения открытого грунта исследовала З. Т. Артюшенко, а оранжерейные объекты — А. В. Щепак. Анализ луковиц проводили путем последовательного удаления чешуй от периферии к центру, при этом одновременно фиксировали их положение на донце и по отношению к цветоносу; устанавливали число серий или циклов, отграниченных друг от друга цветоносами, и число листьев в каждой серии. Строение луковиц изображали на схемах поперечного и продольного разрезов луковицы, на схеме продольного среза междоузлия условно удлинены для большей наглядности положения листа на стебле. Препараты и фотографии по анатомическому строению листьев *Crinum moorei* Hook. fil. были сделаны Г. С. Лангсбергом. Авторы выражают ему глубокую благодарность.

Прежде чем перейти к рассмотрению объектов, необходимо уточнить терминологию, которой мы пользуемся при их описании.

Для луковичных характерны два типа влагалища листа: со сросшимися краями листа у основания, из которого после отмирания пластинки формируется замкнутая, концентрическая чешуя, и со свободными краями у основания, из которого образуется незамкнутая чешуя. В зависимости от степени сближенности краев она может быть полуконцентрической или черепитчатой (Федоров и др., 1962). На рис. 1 изображены листья с замкнутым (*А*) и незамкнутым (*Б*) основаниями (влагалищами). Показано расположение верхней и нижней поверхностей листа и соответственно — верхней и нижней эпидермы. Верхняя поверхность листа, обращенная у луковичных, как правило, к стеблю, называется брюшной стороной, а нижняя, обращенная от стебля, — спинной. Проводящие пучки располагаются в один ряд, уменьшаясь в размере к концам листа; они ориентированы ксилемой к верхней и флоэмой к нижней эпидерме. Если лист пленчатый с незамкнутым основанием, то трудно определить верхнюю и нижнюю его стороны. Чтобы разобраться в этом, необходимо на анатомических срезах найти ориентацию ксилемы и флоэмы, что поможет безошибочно решить, какой стороной лист повернут к стеблю и цветоносу.

Представители рода *Galanthus* L. имеют строго определенный план строения, т. е. у них ежегодно закладываются один низовой лист с замкнутым основанием, один лист с зеленой пластинкой и с замкнутым основанием, один зеленый лист с незамкнутым основанием и цветонос. Простота и четкость морфологического строения представителей этого рода дали возможность ботаникам установить критерии, которые могут быть использованы при определении характера ветвления луковичных. Несмотря на простоту и четкость в строении представителей рода *Galanthus*, мнения ученых о характере ветвления у них разделились: одни считают, что у этих растений моноподиальный тип ветвления (Saint-Hilaire, 1841; Döll, 1843, 1857; Braun, 1851, 1853; Irmisch, 1860; Eichler, 1875; Čelakovský, 1897; Gottlieb-Tannenhain, 1904; Velenovsky, 1907; Church, 1908; Draheim, 1929; Rendle, 1930; Pax, Hoffmann, 1930; Buxbaum, 1930/31; Bremekamp, 1937; Troll, 1937, 1954; Emberger, 1960; Brunaud, Turlier, 1971,

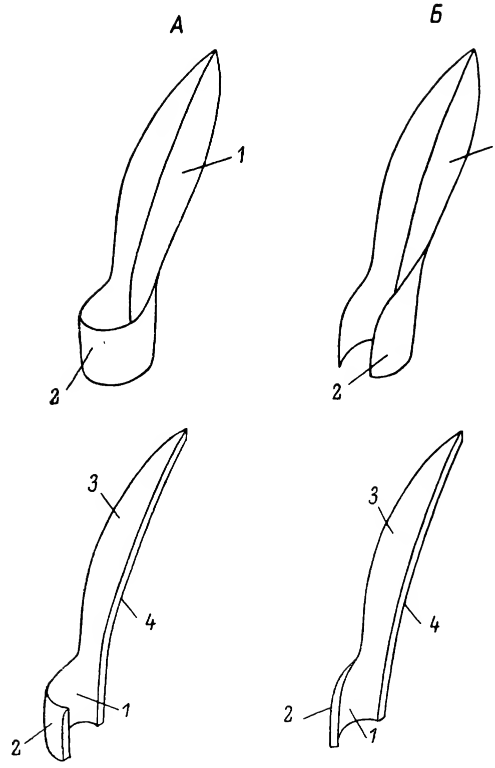


Рис. 1. Листья с замкнутым (*А*) и незамкнутым (*Б*) основаниями.

1 — верхняя, *2* — нижняя эпидерма; *3* — верхняя, *4* — нижняя поверхность листа.

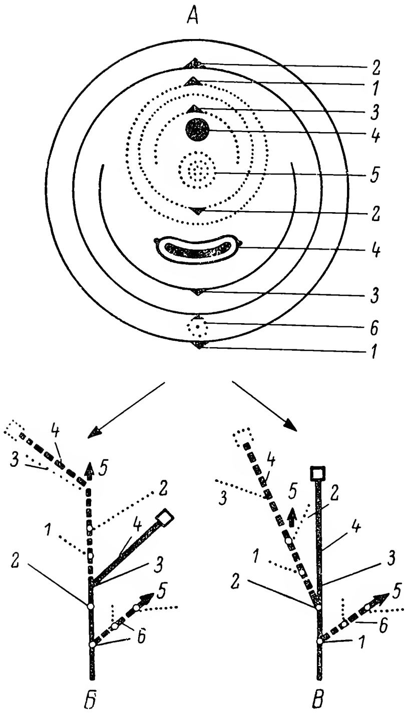


Рис. 2. Строение луковицы рода *Galanthus*.

А — поперечный срез луковицы, *Б* — схема A. Braun—W. Troll, *В* — схема K. Schumann. *1* — низовой лист, *2* — зеленый лист с замкнутым основанием, *3* — зеленый лист с незамкнутым основанием, *4* — цветонос с цветком, *5* — конус нарастания, *6* — боковая почка. *Пунктиром* и *прерывистой линией* обозначены органы почки возобновления (стебель, листья и цветонос с цветком).

и др.), другие — симподиальный (Schumann, 1890; Cox, 1930; Luyten, Naveren, 1952, и др.).

Сторонники обоих мнений за основной критерий при установлении типа ветвления принимают расположение листьев на главной оси, а также место заложения цветоноса и почки возобновления.

В работе D. Müller-Doblies (1971) приведена схема строения луковицы *Galanthus*, отражающая характер ее ветвления в понимании сторонников двух различных взглядов.

На схеме *Б* (рис. 2, *Б*), предложенной A. Braun (1853) и уточненной W. Troll (1954), видно, что цветонос закладывается в пазухе верхнего 3-го листа с незамкнутым основанием, а следующий лист новой серии, образовавшийся из верхушечной почки, повернут к цветоносу брюшной стороной и продолжает характер листорасположения, свойственный роду *Galanthus*. Следовательно, цветонос закладывается как боковой побег и не нарушает листорасположения на главной оси. На поперечном срезе луковицы наблюдается такое же расположение листьев и цветоноса (рис. 2, *А*). Таким образом, цветоносная ось, несущая цветок с прицветниками, является боковой, а верхушечная почка из года в год продолжает развиваться, отчленяя боковые цветоносные оси. Такой тип ветвления бесспорно является моноподиальным.

Ученые, которые считают, что у представителей рода *Galanthus* симподиальное ветвление, исходят из схемы *В*, предложенной K. Schumann (1890) и его сторонниками (рис. 2, *В*). На схеме показано, что цветочная ось закладывается в пазухе 3-го листа с зеленой пластинкой и незамкнутым основанием, а почка возобновления — в пазухе 2-го листа с зеленой пластинкой и замкнутым основанием, а не на верхушке побега, как на схеме рис. 2, *Б*. При этом низовой лист новой листовой серии на боковом побеге расположен спинной стороной к листу, в пазухе которого он возникает. Такое положение листа не наблюдается ни у древесных, ни у травянистых растений. На боковом побеге 1-й лист всегда супротивен листу, в пазухе которого побег возникает, что можно видеть и на схеме Schumann, где изображена боковая почка (рис. 2, *В*, *6*). Следовательно, схема симподиального ветвления у рода *Galanthus*, предложенная Schumann, не отражает действительной картины строения луковицы подснежника.

Данные по онтогенезу представителей рода *Galanthus* интерпретируются разными учеными также различно. По Müller-Doblies (1971), ранние стадии онтогенеза рассматриваются следующим образом. Цветонос закладывается в пазухе 3-го листа с незамкнутым основанием. Что касается почки возобновления, то на поперечных срезах видно, что 3-й лист только чуть-чуть охватывает ее краями (лишь в редких случаях его оба края или один полностью охватывают почку), поэтому сторонники симподиального ветвления у рода *Galanthus* считают, что почка возобновления закладывается в пазухе 2-го листа с замкнутым влагалищем. Игнорируя неестественность положения низового листа почки возобновления, повернутого спинной стороной к листу, в пазухе которого он якобы возникает, и брюшной стороной к цветоносу, они считают, что годичный побег подснежника заканчивается цветком, следовательно, ветвление у него симподиальное.

A. Brunaud и M. Turlier (1971) изучали развитие почки возобновления у рода *Galanthus* с момента заложения цветоноса в материнской луковице. Они показали, что развитие заложившегося меристематического бугорка новой почки подавляется и он сдвигается в сторону развивающимся цветоносом. После цветения меристематический бугорок начинает бурно развиваться и снова занимает верхушечное положение, преобразуясь в почку возобновления. Авторы считают, что самым точным критерием определения характера ветвления у луковичных является положение 1-го листа, следующего за цветоносом из новой серии листьев: если он повернут к цветоносу спинной стороной, — ветвление симподиальное, если брюшной, — моноподиальное. Убедительное подтверждение этого положения дано в работе Tsin-Tze Chan (1951—1952), который изучал представителей рода *Narcissus* L. Хотя луковица нарцисса и отличается строением от луковицы подснежника (больше листовых серий в луковице, каждая серия имеет 5—6 листьев), но цветонос закладывается, как и у подснежника, в пазухе листа с незамкнутым основанием, а следующий за ним лист почки возобновления повернут к цветоносу брюшной стороной. Следовательно, ветвление у представителей рода *Narcissus* моноподиальное. Такой же тип ветвления свойствен исследованным нами двум видам рода *Leucojum* L. (*L. aestivum* L. и *L. vernum* L.), двум видам рода *Sternbergia* Waldst. et Kit. (*S. fischerana* (Herb.) M. Roem. и *S. lutea* (L.) Ker-Gawl.), трем видам рода *Ungernia* Bunge (*U. victoris* Vved. ex Artjushenko, *U. trisphaera* Bunge, *U. sewerzowii* (Regel) B. Fedtsch.). На рис. 3 изображены поперечный и продольный срезы луковицы *Leucojum vernum* и *Sternbergia lutea*.

Симподиальное ветвление имеет место у амариллисовых преимущественно из тропических областей. *Argyropsis candida* (Herb.) M. Roem. (*Zephyranthes candida* Herb.) (Артюшенко, Дзидзигури, 1979) имеет одинаковое с представителями рода *Galanthus* число листьев в каждой серии. У этого вида в каждой серии три листа, но в отличие от видов рода *Galanthus* все они несут зеленые пластинки: два из них с замкнутым основанием и один с незамкнутым, в пазухе которого расположен цветонос. В отличие от рода *Galanthus* следующий за цветоносом лист повернут к нему спинной стороной, поэтому супротивность листорасположения в луковице нарушается. Наличие двух листьев, повернутых спинной стороной в одну сторону, между которыми расположен цветок, является признаком симподиального ветвления (Дзидзигури, 1979). Луковицы с симподиальным ветвлением у разных родов и видов могут отличаться числом листовых серий, числом листьев и чешуй в каждой серии, но для всех характерно одно: лист, следующий за цветоносом, повернут к нему спинной стороной. Из исследованных нами объектов симподиальное ветвление свойственно представителям родов *Hippeastrum* Herb., *Hymenocallis* Salisb., *Haemanthus* L., *Nerine* Herb., *Eucharis* Planch. et Linden, *Zephyranthes* Herb. и др.

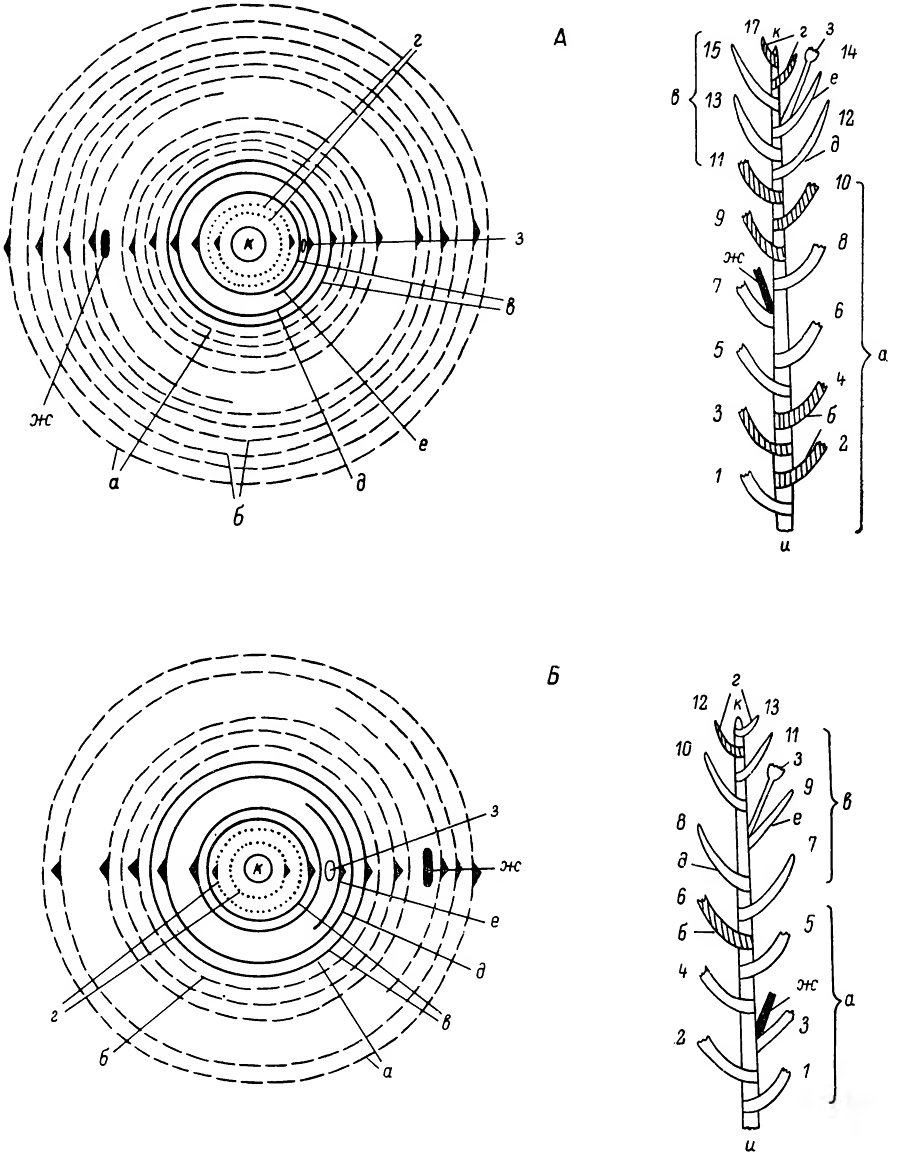


Рис. 3. Схемы строения луковиц *Leucojum vernum* (*А*) и *Sternbergia lutea* (*Б*) на поперечном и продольном срезах.

а — чешуи, *б* — низовые листья, *в* — зеленые листья, *г* — молодые листья и листовые зачатки, *д* — листья с замкнутым основанием, *е* — листья с незамкнутым основанием, *ж* — остаток цветоноса, *з* — цветонос с цветком, *и* — ось луковицы, *к* — конус нарастания. *Цифры* — очередность расположения чешуй и листьев.

Для иллюстрации можно привести несколько примеров. На рис. 4 показано строение луковиц *Hymenocallis americana* M. Roem., *Hippeastrum aulicum* (Gawl.) Herb. и *Nerine bowdenii* W. Wats., на схемах продольного и поперечного срезов. У этих видов лист, следующий за цветоносом, повернут к нему спинной стороной.

Следует также отметить, что почка возобновления у симподиально ветвящихся луковичных растений закладывается в пазухе листа, расположенного под листом, в пазухе которого образуется цветонос. По-видимому, верхушечная меристема, из которой формируются цветки, полностью на них расходуется и почка закладывается в пазухе нижерасположенного листа (рис. 4).

Если лист, следующий за цветоносом, нормально развит, не представляет трудности определить, спинной или брюшной стороной он расположен к цветоносу. Однако есть растения, у которых за цветоносом расположен низовой, пленчатый лист, и у него визуально не определяется спинная и брюшная сто-

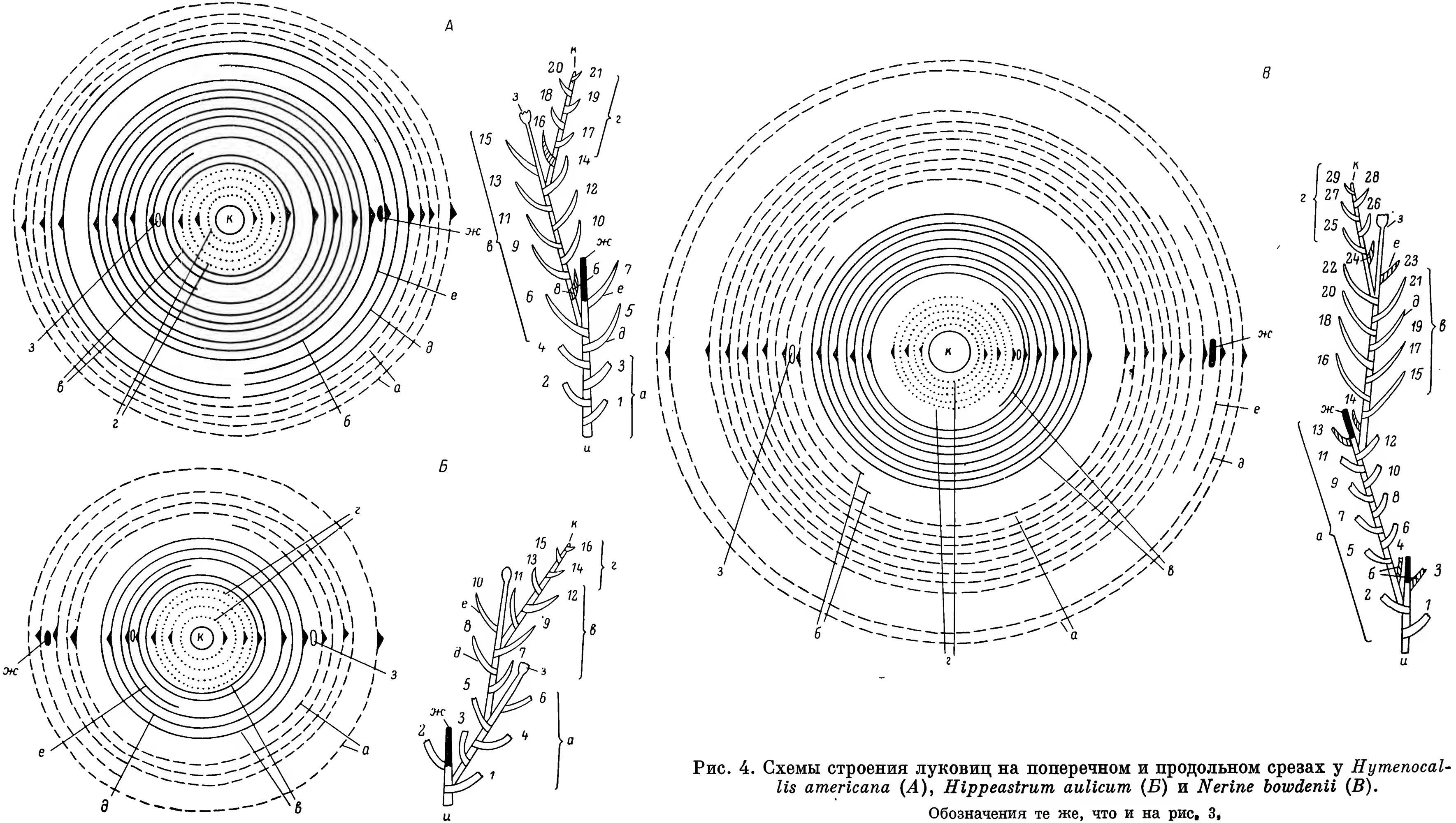


Рис. 4. Схемы строения луковиц на поперечном и продольном срезах у *Hymenocallis americana* (*А*), *Hippeastrum aulicum* (*Б*) и *Nerine bowdenii* (*В*).

Обозначения те же, что и на рис. 3.

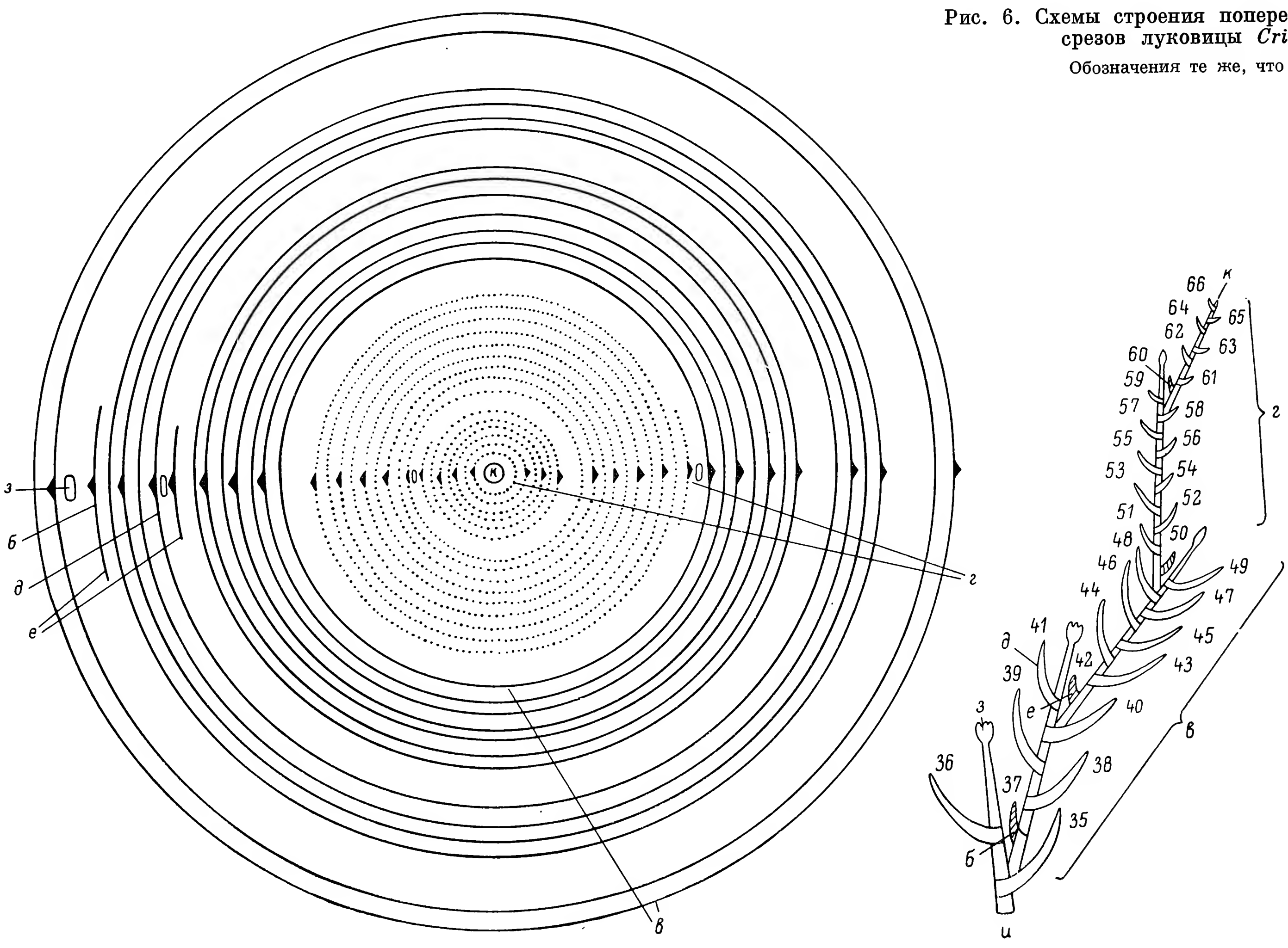


Рис. 6. Схемы строения поперечного и продольного срезов луковицы *Crinum moorei*.

Обозначения те же, что и на рис. 3.

роны. К таким растениям относятся виды рода *Crinum* L. Для решения этого вопроса нам пришлось исследовать анатомическое строение пленчатого листа и по положению ксилемы и флоэмы установить, спинной или брюшной стороной он повернут к цветоносу. На рис. 5, *А* (см. вклейку) изображена часть луковицы *C. moorei* с основанием цветоноса, пленчатым листом, находящимся за цветоносом, и основаниями четырех листьев, расположенных по направлению к центру луковицы. На рис. 5, *Б* показан поперечный срез пленчатого листа, следующего за цветоносом. Он повернут к цветоносу нижней эпидермой, а следовательно, и спинной стороной; ксилема проводящих пучков обращена к верхней эпидерме. Следующий за ним лист с замкнутым основанием повернут к пленчатому листу брюшной стороной (рис. 5, *В*). Так как у листьев с замкнутым основанием формирующаяся концентрическая чешуя снаружи имеет нижнюю, а внутри верхнюю эпидерму, срез лучше делать выше замкнутого влагалища, чтобы верхняя и нижняя эпидерма относились к брюшной и спинной сторонам листа.

На поперечной и продольной схемах (рис. 6) показана часть луковицы *C. moorei*. Для выполнения схем использовались данные только по центральной части луковицы, начиная с 36-й чешуи, так как луковица имела 66 живых чешуй и 8 цветоносов и схема выглядела бы слишком громоздкой. Из схем видно, что пленчатый лист, расположенный спинной стороной к цветоносу, является низовым листом бокового побега, или оси более высокого порядка. Это свидетельствует о том, что у представителей рода *Crinum* симподиальный характер ветвления.

В заключение можно сказать следующее. Строение луковиц амариллисовых весьма разнообразно. У одних независимо от характера ветвления цветоносу предшествует зеленый лист с незамкнутым основанием (роды *Galanthus*, *Narcissus*, *Nerine*, *Argyropsis*, *Zephyranthes* и др.), у других этот лист с замкнутым основанием (род *Crinum*), у третьих цветоносу предшествует ряд низовых чешуй с замкнутым основанием, а перед цветоносом — незамкнутая низовая чешуя (род *Haemanthus*). Так же разнообразно строение листа, начинающего новую листовую серию и расположенного за цветоносом в направлении к центру луковицы. У одних это низовой лист без зеленой пластинки, но формирующий нормальную чешую (роды *Galanthus*, *Haemanthus*), или этот лист пленчатый, с незамкнутым основанием, не формирующий чешую (род *Crinum*); у других лист с зеленой пластинкой, формирующий чешую (род *Hippeastrum*). Но у всех изученных нами луковиц с различным строением листьев, предшествующих цветоносу и расположенных сразу за ним, сохраняется одна закономерность: лист, расположенный за цветоносом, повернутый к нему спинной стороной, указывает на симподиальное ветвление, лист, расположенный к цветоносу брюшной стороной, — на моноподиальное.

ЛИТЕРАТУРА

Артюшенко З. Т., Дзидзигури Л. К. (1979). Значение анатомического строения вегетативных органов рода *Zephyranthes* Herb. (*Amaryllidaceae* Jaume) для систематики. Бот. ж., 64, 3. — Дзидзигури Л. К. (1979). Ветвление побега у *Zephyranthes* Herb. (*Amaryllidaceae*). Бот. ж., 64, 1. — Федоров Ал. А., Кирпичников М. Э., Артюшенко З. Т. (1962). Атлас по описательной морфологии высших растений. Стебель и корень. Л., Изд. АН СССР. — Braun A. (1851). Betrachtungen über die Erscheinung der Verjüngung in der Natur. Leipzig. — Braun A. (1853). Das Individuum der Pflanze in seinem Verhaltnis zur Species. Berlin. — Bremekamp C. E. B. (1937). Amaryllideen — Studien I and II. I. Die Stellung der Infloreszenz bei den Amarylloideen. Ber. Deutsch. Bot. Ges., 55. — Brunaud A., Turlier M. F. (1971). Structures monopodiale: l'étude de quelques examples d'interpretation controversée. Bul. Soc. Bot. Fr., 118, 7—8. — Buxbaum F. (1930—1931). *Amaryllidaceae*. In.: Kircher O., Loew E., Schroeter C. Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas, 1, 3. — Čelakovský L. (1897). Über einige dem phytostatischen Gesetze unterliegende Fälle von Verzweigung. Jahrb. Wiss. Bot., 32. — Church A. H. (1908). Types of floral mechanism. Oxford. — Cox L. E. (1930). Study of the snowdrop bulb. School Nature Study Unior., 37. — Döll J. Ch. (1843). Rheinishe Flora. Frankfurt/M. — Döll J. Ch. (1857). Flora des Grossherzogthumes Baden, 1. Carlsruhe. — Draheim W. (1929). Beiträge zur Kenntnis des Wurzelwerks von Iridaceen, Amaryllidaceen und Liliaceen. Bot. Arch., 23. — Eichler A. W. (1875). Bluthendiagramme, 1. Leipzig. — Emberger L. (1960). Les végétaux vasculaires. In: Chadefaud M., Emberger L. Traité de Botanique. Paris. — Gottlieb-Tannenhain P. (1904). Studien über die Formen der Gattung *Galanthus*. Abh. Zool.-Bot. Ges. Wien,

2. — Irmisch Th. (1860). Beitrage zur Morphologie der Amaryllideen. Berlin. — Levacher Fh. (1970). La croissance sympodique du Perce-Neige (*Galanthus nivalis* L.) et la position superposée de la prefeulle du bourgeon de replacement. C. R. Acad. Sci. (Paris), 271 : 1079. — Luyten J., van Waveren J. M. (1952). De Orgaanvormig van *Galanthus nivalis* L. Meded. Landbouw-Hogesch., Wageningen, 52. — Müller-Doblies D. (1971) *Galanthus* ist doch sympodial gebaut! Ber. Deutsch. Bot. Ges., 81, 11. — Pax F., Hoffmann K. (1930). *Amaryllidaceae.* In: Engler A., Prantl K. Die Natürlichen Pflanzenfamilien, 15a. Berlin. — Rendle A. B. (1930). The classification of flowering plants. I. Gymnosperms and Monocotyledons. Cambridge. — Saint-Hilaire A. de. (1841). Leçons de botanique comprenant principalement la morphologie végétable. Paris. — Schumann K. (1890). Neue Untersuchungen über den Blüthenanschluss. Leipzig. — Troll W. (1937). Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen. I. Vegetations organe. Berlin. — Troll W. (1954). Practische Einführung in die Pflanzenmorphologie. I. Der vegetative Aufbau. Jena. — Troll W. (1964). Die Infloreszenzen. I. Stuttgart. — Tsin-Tze Chan (1951—1952). The development of the *Narcissus* plant. Daffodial and Tulip year book. London. — Velenovsky J. (1907). Vergleichende Morphologie der Pflanzen. Praga.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 18 I 1981.

УДК 582.772.2

Г. А. Фирсов

К ВОПРОСУ О ГЕОГРАФИИ И СИСТЕМАТИКЕ РОДА *ACER* (*ACERACEAE*)

G. A. FIRSOV. TO THE QUESTION OF GEOGRAPHY AND SYSTEMATICS OF THE GENUS *ACER* (*ACERACEAE*)

Рассматривается краткая история систематики рода *Acer* от описания первых видов до настоящего времени. Приводится перечень всех видов и подвидов этого рода. Внутриродовая систематика принята по de Jong (1976). Все виды распределены по флористическим провинциям, принятым в работе А. Л. Тахтаджяна (1978). На основании анализа массовой концентрации видов и видовых серий (рядов) и географического распространения серий с примитивными признаками делается вывод, что центром происхождения или расселения видов рода *Acer* могли быть районы Центрального и Юго-Западного Китая.

К. Линней дал кленам родовое название *Acer* и описал 9 видов этого рода (Linne, 1753). Сем. *Aceraceae*, согласно его автору A. Jussieu (1789), считалось монотипным. В настоящее время к нему, кроме рода *Acer*, относят род *Dipteronia* Oliv. с двумя видами из Китая.

Первым монографом рода *Acer* был T. Lauth (1781). C. Rafinesque (1836) впервые произвел внутриродовое деление кленов, разделив род на 6 подродов. F. Pax (1885) был первым, кто предложил деление рода на секции. Затем он опубликовал еще 2 монографии по кленам (Pax, 1886, 1902), которые остаются классическими до настоящего времени. Pax делил род на 4 группы и 13 секций и насчитал в нем 114 видов. Разделение на группы он обосновывал морфологическими признаками цветков, на секции — строением соцветий, плодов и листьев. A. Rehder (1905) добавил к системе Pax новую секцию *Arguta*, однако затем он счел нужным в пределах рода оставить только две секции — *Acer* и *Negundo*, а все остальные низвел до ранга серий (Rehder, 1949). G. Koidzumi (1911a, b) выделил 5 новый секций, к которым он отнес только японские виды. В основу своих систем Rehder и Koidzumi положили идеи Pax. W. Fang (1939) в своей обширной монографии по китайским таксонам сем. *Aceraceae* придерживался системы Pax. В этой работе упомянуто 85 видов клена, из которых 67 — эндемики Китая.

А. И. Пояркова (1933, 1949) создала принципиально новую классификацию кленов, взяв все лучшее, что было у Pax. Она сделала обстоятельный обзор классификации кленов и их географического распространения и предложила деление секций на видовые ряды, или серии. Современный систематик кленов E. Murray (1970) признает, что серии Поярковой очень четко разграничены и сохраняют свое значение до настоящего времени. По системе Поярковой обработан род *Acer* в т. 4 «Деревьев и кустарников СССР» (Замятнин, 1958). Известные Поярковой 162 вида были ею распределены в 17 секциях (из них 4 новые) и 32 сериях. Основываясь на данных биохимического анализа семян, J. Momotani (1961, 1962) установил некоторые родственные связи для 43 аборигенных и культивируемых видов клена Японии. Он выделил *A. carpinifolium* в отдельный подрод, а *A. distylum* и *A. nipponicum* — в отдельные монотипные серии. Но его диаграмма сходства не представляет собой филогенетической схемы.

Fang (1966) опубликовал еще один обзор китайских кленов, где выделил новую секцию *Hyptiocarpa*, 9 новых серий и описал 32 вида в основном из районов Центрального Китая. Род он разделил на 2 подрода: *Acer* с 15 секциями и *Negundo* с 4 секциями.

K. Ogata (1967) выделил 4 новых секции и признавал в роде *Acer* 26 секций, 33 серии и 138 видов.

Murray (1970) разделил род на 7 подродов, 24 секции, 35 серий и 110 видов. Некоторые близкие виды он объединил, сведя их до ранга подвидов. Он проработал номенклатуру всех таксонов сем. *Aceraceae*, и его работа является лучшей для проверки названий синонимов видов и внутривидовых таксонов рода *Acer*. В последующих своих работах (Murray, 1977, 1978, 1979) он продолжает изучать вопросы таксономии и номенклатуры кленов.

В настоящей работе за основу принята последняя система рода *Acer*, разработанная P. de Jong (1976). Этот автор выделяет 14 секций и 26 серий, из них серии *Ukurunduensia* и *Wardiana* — новые. Подроды он не принимает, хотя соглашается с Momotani (1962), что *A. carpinifolium* имеет только отдаленное родство с остальными видами. Исходя из данных Murray (1970) и de Jong (1976), в настоящей работе мы приняли 122 вида и 40 подвидов клена. При анализе их географического распространения мы придерживались флористических провинций, принятых в работе Тахтаджяна (1978). Ниже приводится видовой состав клена и распределение его видов по флористическим провинциям Земли. Распределение подвидов по провинциям не дается. Некоторые из них, как, например, подвиды Тайваньской провинции, имеют четко ограниченный ареал, для других это сделать затруднительно.

Как видно из вышеприведенного обзора, разные систематики относят к роду *Acer* от 110 до 160 видов. Полный перечень видов этого рода после Поярковой (1933) не публиковался. О географическом распространении кленов, произрастающих за пределами СССР, имеется очень мало сведений.

В приводимой ниже таблице виды расположены по секциям и сериям. Первым указывается типовой вид серии, остальные — в алфавитном порядке. Приняты следующие сокращения провинций. Адр. — Адриатическая, Анн. — Аннамская, Апп. — Аппалачская, Арм.-Ир. — Армено-Иранская, Атл.-Евр. — Атлантическо-Европейская, Атл. низ. — Атлантической низменности, Балеар — Балеарская, Балк. — Балканская, В.-гим. — Восточногималайская, В.-евр. — Восточноевропейская, В.-средизем. — Восточносредиземноморская, Гирк. — Гирканская, Дж.-Тян. — Джунгаро-Тяньшаньская, З.-гим. — Западногималайская, Ибер. — Иберийская, Кавк. — Кавказская, Калим. — Калимантанская, Калиф. — Калифорнийская, Крым.-Нов. — Крымско-Новороссийская, Кх.-Ман. — Кхаси-Манипурская, Лиг.-Тирр. — Лигурийско-Тирренская, Малакк. — Малаккская, Маньчж. — Маньчжурская, Наг.-Мекс. — Нагорно-Мексиканская, Ох.-Камч. — Охотско-Камчатская, Сах.-Хокк. — Сахалино-Хоккайдская, С.-бир. — Северобирманская, Сик.-Юн. — Сикано-Юньнаньская, Сит.-Ор. — Ситкано-Орегонская, С.-кит. — Северокитайская, Скал. гор. — Скалистых гор, Сулав. — Сулавесийская, Суматр. — Суматранская, Тайв. — Тайваньская, Таил. — Таиландская, Ток.-Ок. — Токаро-Окинавская, Турк. — Туркестанская, Филипп. — Филиппинская, Ц.-амер. — Центральноамериканская, Ц.-анат. — Центральноанатолийская, Ц.-евр. — Центральноевропейская, Ц.-кит. — Центральнокитайская, Ц.-тян. — Центральнотяньшаньская, Эвк. — Эвксинская, Ю.-З. средизем. — Юго-Западносредиземноморская, Ю.-кит. — Южнокитайская, Ю.-малез. — Южномалезийская, Ю.-мар. — Южномарокканская, Ю.-средизем. — Южносредиземноморская, Яп.-Кор. — Японо-Корейская. Флористические области и царства в таблице не указаны.

Распределение видов рода *Acer* по флористическим провинциям Земли

Виды и подвиды рода *Acer*	Год первоописания таксона	Флористическая провинция
I. Секция *Acer*		
1. Серия *Acer*		
pseudoplatanus L.	1753	Атл.-Евр., Ц.-евр., Балк., Эвк., Кавк., Ибер., Лиг.-Тирр., Адр.
caesium Wall. ex Brandis	1874	Ц.-кит., Сик.-Юн., В.-гим., З.-гим.
ssp. *giraldii* (Pax) E. Murray	1969	
heldreichii Orph. ex Boiss.	1856	Балк., В.-средизем.
ssp. *macropterum* (Vis.) Pax	1890	
trautvetteri Medw.	1880	Эвк., Кавк., Ц.-анат.
velutinum Boiss.	1846	Кавк., Гирк.
2. Серия *Monspessulana* Pojark.		
monspessulanum L.	1753	Атл.-Евр., Ц.-евр., Балк., Кавкк., Ю.-мар., Ю.-З. средизем., Ю.-средизем., Ибер., Лиг.-Тирр., Адр., В.-средизем., Ц.-анат., Арм.-Ир., Гирк.
ssp. *assyriacum* (Pojark.) Rech. fil.	1969	
ssp. *cinerascens* (Boiss.) Yaltirik	1967	
ssp. *ibericum* (Willd.) Yaltirik	1967	
ssp. *microphyllum* (Boiss.) Bornm.	1914	
ssp. *oksalianum* Yaltirik	1967	
ssp. *persicum* (Pojark.) Rech. fil.	1969	
ssp. *reginae-amaliae* (Boiss.) Wesmael	1890	
ssp. *turcomanicum* (Pojark.) E. Murray	1969	
hyrcanum Fisch. et Mey.	1837	Балк., Эвк., Кавк., В.-средизем., Крым.-Нов., Ц.-анат., Арм.-Ир., Гирк.
ssp. *intermedium* (Panc.) Bornm.	1925	
ssp. *keckianum* (Pax) Yaltirik	1967	
ssp. *sphaerocaryum* Yaltirik	1967	
ssp. *stevenii* (Pojark.) E. Murray	1969	
ssp. *tauricolum* (Boiss. et Bal.) Yaltirik	1967	
opalus Mill.	1768	Атл.-Евр., Ц.-евр., Балк., Ю.-З. средизем., Ю.-средизем., Ибер., Балеар., Лиг.-Тирр., Адр.
ssp. *hispanicum* (Pourr.) E. Murray	1969	
ssp. *obtusatum* (Willd.) Gams	1925	
sempervirens L.	1767	В.-средизем.
3. Серия *Saccharodendron* (Rafin.) E. Murray		
saccharum Marsh.	1785	Апп., Атл. низ.
ssp. *floridanum* (Champan) Desmarais	1952	
ssp. *grandidentatum* (Nutt. ex Torr. et Gray) Desmarais	1952	
ssp. *leicoderme* (Small) Desmarais	1952	
ssp. *nigrum* (Michx. fil.) Desmarais	1952	
skutchii Rehd.	1936	Наг.-Мекс., Ц.-амер.
II. Секция *Platanoidea* Pax		
1. Серия *Platanoidea* Pojark.		
platanoides L.	1753	Атл.-Евр., Ц.-евр., Балк., Эвк., Кавк., В.-евр., Ибер., Лиг.-Тирр., Адр., В.-средизем., Ц.-анат., Арм.-Ир., Гирк.
amplum Rehd.	1911	Ц.-кит., Сик.-Юн.
campestre L.	1753	Атл.-Евр., Ц.-евр., Балк., Эвк., Кавк., В.-евр., Ю.-З. средизем., Ю.-средизем., Ибер., Лиг.-Тирр., Адр., В.-средизем., Крым.-Нов., Ц.-анат., Арм.-Ир., Гирк.

Продолжение

Виды и подвиды рода *Acer*	Год первоописания таксона	Флористическая провинция
ssp. *leiocarpon* (Wallr.) Pax	1890	
ssp. *marsicum* (Guss.) Hayek	1925	
cappadocicum Gled.	1785	Эвк., Кавк., Ц.-кит., Сик.-Юн., В.-гим., Арм.-Ир., Гирк., З.-гим.
ssp. *sinicum* (Rehd.) Hand.-Mazz.	1933	
catalpifolium Rehd.	1911	Ц.-кит., Сик.-Юн.
chapaense Gagnep.	1948	Сик.-Юн.
divergens C. Koch ex Pax	1886	Эвк.
lobelii Ten.	1819	Лиг.-Тирр.
longipes Franch. ex Rehd.	1905	Ц.-кит., Сик.-Юн.
miabei Maxim.	1888	Сах.-Хокк., Яп.-Кор., Ц.-кит.
ssp. *miaotaiense* (Tsoong) E. Murray	1969	
mono Maxim.	1857	Ох.-Камч., Маньчж., Сах.-Хокк., Яп.-Кор., С.-кит., Ц.-кит., Сик.-Юн.
tenellum Pax	1889	Ц.-кит., Сик.-Юн.
tibetense Fang	1939	Сик.-Юн.
truncatum Bunge	1833	Сах.-Хокк., Яп.-Кор., С.-кит., Ц.-кит.
ssp. *mayrii* (Schwer.) E. Murray	1969	
turkestanicum Pax	1902	Турк., З.-гим., Ц.-тян., Дж.-Тян.
2. Серия *Pubescentia* Pojark.		
pentapomicum Stewart ex Brandis	1874	Турк., З.-гим.
discolor Maxim.	1880	Ц.-кит.
pilosum Maxim.	1880	»
III. Секция *Palmata* Pax		
1. Серия *Palmata*		
palmatum Thunb.	1783	Сах.-Хокк., Яп.-Кор., Тайв., С.-кит., Ц.-кит.
ssp. *amoenum* (Carr.) Hara	1954	
ssp. *matsumarae* Koidz.	1911	
ceriferum Rehd.	1911	Ц.-кит.
circinatum Pursh	1814	Сит.-Ор.
japonicum Thunb.	1784	Маньчж., Сах.-Хокк., Яп.-Кор.
pauciflorum Fang	1932	Ц.-кит.
pseudosieboldianum (Pax) Kom.	1904	Маньчж.
pubipalmatum Fang	1932	Ц.-кит.
robustum Pax	1902	Ц.-кит., Сик.-Юн.
shirasawanum Koidz.	1911	Яп.-Кор.
sieboldianum Miq.	1865	»
tenuifolium (Koidz.) Koidz.	1916	»
2. Серия *Sinensia* Pojark.		
sinense Pax	1889	Ц.-кит., Сик.-Юн.
ssp. *chekiangense* (Fang) E. Murray	1969	
campbellii Hook. fil. et Thoms. ex Hiern	1875	Сик.-Юн., С.-бир., В.-гим.
confertifolium Merr. et Metc.	1937	Тайв., Ц.-кит.
craibianum Delendick	1978	Ю.-кит.
erianthum Schwer.	1901	Ц.-кит., Сик.-Юн.
fenzelianum Hand.-Mazz.	1933	Сик.-Юн.
flabellatum Rehd.	1905	Ц.-кит., Сик.-Юн., С.-бир.
heptaphlebium Gagnep.	1948	Сик.-Юн., Ю.-кит., Анн.
oliverianum Pax	1889	Тайв., Ц.-кит., Сик.-Юн.
ssp. *formosanum* (Koidz.) E. Murray	1969	
shangszeense Fang et Soong	1966	Ц.-кит.
taipuense Fang	1966	»
tonkinense Lecompte	1912	Ц.-кит., Сик.-Юн., Ю.-кит.
tutcheri Duthie	1908	Тайв., Ц.-кит.
wilsonii Rehd.	1905	Ц.-кит., Сик.Юн.
3. Серия *Penninervia* Metc.		
laevigatum Wall.	1830	Сик.-Юн., С.-бир., В.-гим., Кх.-Ман., Ю.-кит.
cordatum Pax	1889	Ц.-кит., Сик.-Юн., Ю.-кит.

Продолжение

Виды и подвиды рода *Acer*	Год первоописания таксона	Флористическая провинция
crassum Hu et Cheng	1948	Сик.-Юн.
fabri H. Hance	1884	Ц.-кит., Сик.-Юн., Ю.-кит.
lucidum Metc.	1932	Ц.-кит.
reticulatum Champion	1851	»
sino-oblongum Metc.	1932	»
IV. Секция *Macrantha* Pax		
1. Серия *Tegmentosa* Pojark.		
tegmentosum Maxim.	1857	Маньчж.
capillipes Maxim.	1867	Яп.-Кор.
caudatifolium Hayata	1911	Тайв.
crataegifolium Siebold et Zucc.	1845	Яп.-Кор.
davidii Franch.	1885	С.-кит., Ц.-кит.
grosseri Pax	1902	» »
hookeri Miq.	1867	Ц.-кит., С.-бир., В.-гим.
laxiflorum Pax	1902	Ц.-кит., Сик.-Юн.
maximoviczii Pax	1889	Ц.-кит., Сик.-Юн.
metcalfii Rehd.	1933	Ц.-кит.
micranthum Siebold et Zucc.	1845	Яп.-Кор.
pectinatum Wall. et Nichols.	1881	Сик.-Юн., В.-гим.
pensylvanicum L.	1753	Апп.
rubescens Hayata	1911	Тайв.
rufinerve Siebold et Zucc.	1845	Яп.-Кор.
sikkimense Miq.	1867	Сик.-Юн., С.-бир., В.-гим.
taronense Hand.-Mazz.	1924	Сик.-Юн., С.-бир.
tschonoskii Maxim.	1886	Маньчж., Сах.-Хокк., Яп.-Кор.
2. Серия *Wardiana* de Jong		
wardii Smith	1917	Сик.-Юн., С.-бир.
V. Секция *Parviflora* Koidz.		
1. Серия *Parviflora*		
nipponicum Hara	1938	Яп.-Кор.
2. Серия *Ukurunduensia* de Jong		
ukurunduense Trautv. et Mey.	1856	Ох.-Камч., Маньчж., Сах.-Хокк., Яп.-Кор.,
spicatum Lam.	1786	Апп.
3. Серия *Distyla* (Ogata) E. Murray		
distylum Siebold et Zucc.	1845	Яп.-Кор.
VI. Секция *Trifoliata* Pax		
Серия *Trifoliata*		
maximoviczianum Miq.	1867	Яп.-Кор., Ц.-кит.
ssp. *megalocarpum* (Rehd.) E. Murray	1969	
griseum (Franch.) Pax	1902	Ц.-кит.
mandshuricum Maxim.	1867	Маньчж.
sutchuenense Franch.	1894	Ц.-кит.
triflorum Kom.	1901	Маньчж., Яп.-Кор., Ц.-кит.
VII. Секция *Rubra* Pax		
Серия *Rubra*		
rubrum L.	1753	Апп., Атл. низ.
ssp. *drummondii* (Nutt.) E. Murray	1969	
pycnanthum C. Koch	1864	Яп.-Кор.
saccharinum L.	1753	Апп., Атл. низ.
VIII. Секция *Ginnala* Nakai		
Серия *Ginnala*		
ginnala Maxim.	1857	Ох.-Камч., Маньчж., Яп.-Кор., С.-Кит., Ц.-кит.

Продолжение

Виды и подвиды рода *Acer*	Год первоописания таксона	Флористическая провинция
semenovii Regel et Herd.	1866	Турк., З.-гим., Ц.-тян., Дж.-Тян.
tataricum L.	1753	Ц.-евр., Балк., Эвк., Кавк., В.-евр., Ц.-анат., Арм.-Ир.
IX. Секция *Lithocarpa* Pax		
1. Серия *Lithocarpa*		
sterculiaceum Wall.	1830	Ц.-кит., Сик.-Юн., В.-гим.
ssp. *franchetii* (Pax) E. Murray	1969	
ssp. *thomsonii* (Miq.) E. Murray	1969	
diabolicum Blume ex C. Koch	1864	Яп.-Кор.
leipoense Fang et Soong	1966	Сик.-Юн.
sino-purpurascens Cheng	1931	Ц.-кит.
2. Серия *Macrophylla* Pojark.		
macrophyllum Pursh	1814	Сит.-Ор., Калиф.
X. Секция *Negundo* (Boehm.) Maxim.		
1. Серия *Negundo*		
negundo L.	1753	Апп., Сит.-Ор., Скал. гор, Калиф., Наг.-Мекс., Ц.-амер.
ssp. *californicum* (Torr. et Gray) Wesmael	1890	
ssp. *interius* (Britt.) A. et D. Löve	1954	
ssp. *mexicanum* (DC.) Wesmael	1890	
2. Серия *Cissifolia* (Koidz.) Pojark.		
cissifolium (Siebold et Zucc.) C. Koch	1864	Сах.-Хокк., Яп.-Кор.
henryi Pax	1889	Ц.-кит.
XI. Секция *Glabra* Pax		
1. Серия *Glabra*		
glabrum Torrey	1828	Сит.-Ор., Скал. гор
ssp. *douglasii* (Hook.) Wesmael	1890	
ssp. *neo-mexicanum* (Greene) E. Murray	1970	
2. Серия *Arguta* (Rehd.) Pojark.		
argutum Maxim.	1867	Яп.-Кор.
acuminatum Wall. ex D. Don	1825	Ц.-кит., Сик.-Юн., В.-гим., З.-гим.
barbinerve Maxim.	1867	Маньчж.
stachyophyllum Hiern	1875	Ц.-кит., Сик.-Юн., С.-бир., В.-гим.
XII. Секция *Integrifolia* Pax		
1. Серия *Trifida* Pax		
buergerianum Miq.	1865	Тайв., С.-кит., Ц.-кит.
ssp. *formosanum* (Hayata) E. Murray et Lauener	1967	
coriaceifolium Lévl.	1912	Ц.-кит., Сик.-Юн.
fengii E. Murray	1977	Сик.-Юн.
oblongum Wall. ex DC.	1824	Ток.-Ок., Тайв., Ц.-кит., Сик.-Юн., С.-бир., В.-гим., Кх.-Ман., Ю.-кит., Таил., Анн.
paxii Franch.	1886	Сик.-Юн.
shihweii Chun et Fang	1966	Ц.-кит.
sycopseoides Chun	1932	»
wangchii Fang	1966	»
yuii Fang	1934	Сик.-Юн.
2. Серия *Pentaphylla* (Hu et Cheng) E. Murray		
pentaphyllum Diels	1931	Сик.-Юн.

Виды и подвиды рода *Acer*	Год первоописания таксона	Флористическая провинция
XIII. Секция *Indivisa* Pax		
Серия *Indivisa*		
carpinifolium Siebold et Zucc.	1845	Яп.-Кор.
XIV. Секция *Hyptiocarpa* Fang		
Серия *Hyptiocarpa*		
garrettii Craib	1920	Сик.-Юн., С.-бир., Ю.-кит., Таил.
laurinum Hassk.	1843	Малакк., Калим., Филипп., Суматр., Ю.-Малез., Сулав.
machilifolium Hu et Cheng	1948	Сик-.Юн.

Как видно из таблицы, ареалы кленов захватывают 50 флористических провинций, относящихся к 10 областям. Большинство видов произрастает в пределах Голарктического царства. В Неотропическое царство заходят ареалы двух видов. В Палеотропическом царстве произрастает 9 видов, из них 7 видов представлены также в соседних провинциях Голарктического царства. За исключением *A. laurinum*, который доходит до 10° ю. ш. на Малых Зондских островах в Южномалезийской провинции, все виды произрастают в северном полушарии. Эндемиками провинций являются 53 вида, или 43%. Такие виды, как *A. platanoides*, *A. campestre*, *A. monspessulanum*, *A. oblongum* и некоторые другие, имеют очень широкий ареал. В пределах флористических областей наибольшее число видов представлено в Восточноазиатской области Голарктического царства — 95 видов из 122 (78%).

В связи с вышеприведенным материалом целесообразно рассмотреть вопрос о центре происхождения кленов. По этому вопросу имеется несколько точек зрения. Pax (1885) предполагал, что род *Acer* имеет бореальное происхождение. В настоящее время такого взгляда придерживается Г. С. Костелова. Она пишет: «Мы пришли к мнению, что клены — элементы аркто-третичной бореальной флоры, сместившиеся к югу в период похолодания, а Восточная Азия — не центр их происхождения, а только богатое видами убежище» (Костелова, 1971 : 8). Позже Pax (1926) изменил свои взгляды, «считая более вероятным искать древнюю родину кленов в Восточной Азии, не подводя, однако, под это предположение никаких обоснований» (Пояркова, 1933 : 230). Пояркова (1933) придерживалась точки зрения, что местом возникновения кленов были горы современной Японии. L. Croizat (1952) полагал, что, хотя отдельные виды клена достигли Голарктики на ранних этапах своего развития, ее нельзя считать местом происхождения рода *Acer*. По его мнению, центром происхождения кленов является южная часть Юго-Восточной Азии, которая в настоящее время находится под водами Индийского океана.

По современным представлениям, самая высокая концентрация видов рода *Acer* наблюдается в Центральнокитайской (53 вида) и Сикано-Юньнаньской (42 вида) провинциях. В Японо-Корейской провинции, где, по Поярковой (1933), следует искать центр происхождения рода, насчитывается только 24 вида. Как известно, Пояркова (1933 : 242) считала, что «видовое разнообразие не может служить еще критерием для оценки. Но если мы хотим для выяснения предполагаемого центра возникновения рода *Acer* использовать факты современного распространения кленов, то мы должны искать руководящих указаний в статистических данных, касающихся распределения не отдельных видов, а целых видовых рядов (серий)». Если мы сравним эти 3 провинции по числу видовых рядов, то получим такие данные: Центральнокитайская провинция — 13, Сикано-Юньнаньская — 11, Японо-Корейская, — 13. Как видно, по этому показателю районы Китая не отличаются от районов Японии.

Теперь рассмотрим распространение видов примитивных серий рода *Acer*. Примитивные признаки кленов, по de Jong (1976): цветок 5-членный, с экстрастатинальным диском, развитые чашечка и венчик; соцветие — многоцветковая кисть; крупные пыльцевые зерна; плоды со слабо развитыми крыльями, орешки шаровидной формы, нелигнифицированный перикарпий, слабая партенокарпия; малое число почечных чешуй; листья сложные, черешки с млечным соком; энтомофилия; однодомность; листопадность; диплоидность. Наибольшая концентрация примитивных признаков наблюдается в сериях *Platanoidea*, *Sinensia*, *Penninervia*, *Parviflora*, *Ukurunduensia*, *Distyla*. Представители монотипных серий *Parviflora* и *Distyla* являются эндемиками Японо-Корейской провинции. Представитель серии *Ukurunduensia* также не заходит в районы Центрального Китая. Но ни один из 14 видов очень примитивной серии *Sinensia* не заходит в Японию. В Центральнокитайской провинции произрастают 10 видов этой серии, в Сикано-Юньнаньской — 9. Из 7 видов серии *Penninervia* в Центральнокитайской провинции представлено 5, в Сикано-Юньнаньской — 4 вида, в Японо-Корейской провинции они отсутствуют. Из 15 видов серии *Platanoidea* в Центральнокитайской и Сикано-Юньнаньской провинциях представлено по 8 видов, в Японо-Корейской — только 3.

В Юго-Западном Китае имеются эндемичные довольно примитивные серии *Wardiana* и *Pentaphylla*. Представитель монотипной серии *A. carpinifolium* из Японии, который Пояркова считала реликтом, можно отнести к самым высокоспециализированным таксонам рода (4-членный цветок, тетраплоидность, двудомность, большое число почечных чешуй).

Также нужно отметить, что второй род сем. *Aceraceae* — *Dipteronia* Oliv. — обладает выраженными примитивными признаками и является связующим звеном рода *Acer* с древним тропическим сем. *Sapindaceae* Juss. *Dipteronia sinensis* Oliv. произрастает в Центральнокитайской и Сикано-Юньнаньской провинциях. Второй вид — *D. dyerana* Henry — эндемик Сикано-Юньнаньской провинции.

Предположение о том, что приокеаническая часть Восточной Азии является центром происхождения рода *Acer*, пока не получило палеоботанического подтверждения, по-видимому, вследствие плохой изученности раннетретичных флор Восточной Азии.

Мы полагаем, что если на основании современного распространения видов рода *Acer* можно говорить об их центре происхождения, то местом происхождения или расселения кленов могли быть районы Центрального и Юго-Западного Китая, современные административные провинции Хубэй, Юньнань, Сычуань.

ЛИТЕРАТУРА

Замятнин Б. Н. (1958). Сем. Кленовые — *Aceraceae*. В кн.: Деревья и кустарники СССР, 4. М.; Л., Изд. АН СССР. — Костелова Г. С. (1971). Опыт интродукции видов рода *Acer* в условиях Бот. сада АН УзССР г. Ташкента. Автореф. канд. дис. Ташкент. — Костелова Г. С. (1973). Интродуцированные виды рода *Acer* в Бот. саду АН УзССР г. Ташкента. В кн.: Дендрология Узбекистана, 5. Ташкент, Фан. — Пояркова А. И. (1933). Ботанико-географический обзор кленов в связи с историей всего рода *Acer*. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 1, 1. — Пояркова А. И. (1949). Сем. Кленовые — *Aceraceae*. В кн.: Флора СССР, 14. М.; Л., Изд. АН СССР. — Список растений о. Хайнаня КНР. Литогр. изд. — Тахтаджян А. Л. (1978). Флористические области Земли. Л., Наука. — Atlas of United States Tress. (1971). 1. Washington. — Banerji M. L., Das S. (1971). Acers in Nepal. Indian Forester, 97, 5. — Bett H. S. (1959). Maple (*Acer* species). Washington. — Brovicz K. (1978). Chorology of trees and shrubs in S. W. Asia, 1. Kornik. — Croizat L. (1952). Manual of phytogeography. The Hague. — Delendick T. J. (1978). *Acer craibianum* (*Aceraceae*), a new name for a maple of S. E. Asia. Brittonia, 30, 4. — Doorenbos J. (1947). De verspreiding van het geslacht *Acer* in Europa. Nederl. Dendrol. Vereeniging, 16. — Elias T. S. (1980). The complete trees of North America. N. Y.— Fang W. (1932a). Preliminary notes on Chinese *Aceraceae*. Contrib. Biol. Lab. Sci. Soc. China, ser. Bot., 7, 6. Nanking. — Fang W. (1932b). Further notes on Chinese *Aceraceae*. Contrib. Biol. Lab. Sci. Soc. China, ser. Bot., 8, 2. Nanking. — Fang W. (1939). A monograph of Chinese *Aceraceae*. Nanking. — Fang W. (1966). Revisio Aceracearum Sinicarum. Acta Phytotax. Sinica, 11, 2. — Hu H. H., Cheng W. C. (1948). New and noteworthy species of Chinese *Acer*. Bul. Fan Mem. Inst. Biol., new ser., 1, 2, Peiping. — Hui-Lin Li. (1952). The genus *Acer* (Maples) in Formosa and the Liu kiu (Ryu kyu) islands. Pacif. Sci., 6, 4. — Jong P. C. de (1976). Flowering and sex expression in *Acer* L. Meded. Landbouwhogeschool Wageningen, Nederland, 76, 2. — Jussieu A. L. de (1789). Genera plantarum. Paris. — Kanjilal U. N., Das A., Kanjilal P. C., De R. N. (1936). Flora of Assam, 1, 2. Calcutta. — Knoche H. (1922). Flora Balearica, 2. Montpellier. — Koidzumi G.

(1911a). Observations on the *Aceraceae*. Bot. Mag. Tokyo, 25. — Koidzumi G. (1911b). Revisio Aceracearum Japonicarum. J. Coll. Sci. Univ. Tokyo, 32, 1. — Lauth T. (1781). De Acere. Strasbourg. — Linne C. (1753). Species plantarum. Stockholm. — Lecompte M. (1907—1912). Flore Generale de l'Indo-Chine, 1. Paris. — Momotani J. (1961). Taxonomic study of the genus *Acer*, with special reference to the seed proteins. 1. Taxonomic characters. Mem. Col. Sci. Univ. Kyoto, ser. B (Biology), 28. — Momotani J. (1962). Taxonomic study of the genus *Acer*, with special reference to the seed proteins. 2. Analysis of protein. 3. System of *Aceraceae*. Mem. Col. Sci. Univ. Kyoto, ser. B (Biology), 29. — Murray E. (1970). A monograph of the *Aceraceae*. Pensylvania State University. — Murray E. (1977). New asiatic taxa in *Acer*. Kalmia, 8, 1. — Murray E. (1978). *Acer* notes. Kalmia, 8, 3. — Murray E. (1979). Afrasian and European maples. Kalmia, 9. — Murray E., Rechinger K. H. (1969). *Aceraceae*. In: Flora Iranica, 61, Graz, Austria. — Ogata K. (1965). A dendrological study of the japanese *Aceraceae* with special reference to the geographical distribution. Bul. Tokyo Univ. Forests, 60. — Ogata K. (1967). A systematic study of the genus *Acer*. Bul. Tokyo. Univ. Forests, 63. — Ohwi J. (1965). Flora of Japan. Washington. — Pax F. (1885). Monographie der Gattung *Acer*. Bot. Jahrb., 6. — Pax F. (1886). Monographie der Gattung *Acer*. Bot. Jahrb., 7. — Pax F. (1902) *Aceraceae*. In: Engler A. Das Pflanzenreich, 8 (IV, 163). — Pax F. (1926). *Acer*. In: Hannig, Winkler. Die Pflanzenareale, 1, 1. — Rafinesque C. (1836). New flora of North America, 1. Philadelphia. — Records Bot. Surv. India. Mater. flora Bhutan. (1973). 20, 2. Calcutta. — Rehder A. (1905). The maples of Eastern Continental Asia. In: C. Sargent. Trees and shrubs. Boston. — Rehder A. (1936). A new species of *Acer* from Guatemala. J. Arn. Arb., 17. — Rehder A. (1949). Bibliography of cultivated trees and shrubs. Jamaica Plain, Massachusetts. — Van Steenis C. (1948). Flora Malesiana, ser. 1, 4, 1. Batavia.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 2 IV 1981.

УДК 005 : 582.26 : 591.471.1

В. И. Михайлов

ОЦЕНКА ЗНАЧИМОСТИ ТАКСОНОМИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ВИДОВ РОДА *NITZSCHIA (BACILLARIOPHYTA)*

V. I. MIKHAILOV. THE EVALUATION OF THE TAXONOMICAL CHARACTERS OF THE SPECIES OF THE GENUS *NITZSCHIA (BACILLARIOPHYTA)*

На основании последних данных о морфологии панциря видов *Nitzschia* проведена критическая оценка признаков в плане использования их в систематике рода. При этом особое внимание уделялось морфологической изменчивости, являющейся одним из важнейших критериев в понятии вида. Для выяснения таксономической роли отдельных признаков и существующих между ними зависимостей предпринята их математическая обработка. На основании полученных данных признаки, употребляющиеся при составлении диагнозов, по степени значимости разграничены на три группы: основные, второстепенные и дополнительные.

В задачу настоящего исследования входила критическая оценка пригодности принятых признаков с целью использования их в современной системе рода. При этом особое внимание уделялось признакам, подверженным значительной изменчивости.

Известно, что изменчивость морфологических структур панциря в пределах вида позволяет судить о степени константности отдельных признаков (Макарова, 1976; Hoestetter, Rutherford, 1976, и др.). Знание полиморфизма вида способствует его правильному идентифицированию и отделению от близких по морфологии видов (Schoeman et al., 1976). Недооценка роли изменчивости ведет к появлению неточностей в определениях и поспешности в установлении новых таксонов. На наш взгляд, многие виды рода *Nitzschia* Hass. значительно крупнее и полиморфнее, чем принято считать в настоящее время.

Ниже мы рассматриваем значимость отдельных характеристик рода *Nitzschia* в свете современных представлений о морфологии этих водорослей. Основными считаются те признаки, которые принимаются во внимание при подразделении рода *Nitzschia* на секции, а также те, которые способствуют разграничению близких видов, разновидностей и форм.

Одним из главных признаков изучаемого рода является число фибул и число штрихов на 10 мкм длины створки. Эти структурные элементы, как правило, хорошо заметны не только в трансмиссионном электронном микроскопе, но и в световом, и поэтому их число является важной таксономической характеристикой. Однако у многих видов *Nitzschia* эти признаки подвержены значительной изменчивости. Согласно данным, полученным ранее (Михайлов, 1975), эти две характеристики взаимосвязаны и отношение числа штрихов к числу фибул в основном постоянно. Мы назвали эту величину коэффициентом отношения структурных элементов и предложили его в качестве нового таксономического признака для полиморфных видов рода *Nitzschia*. Этот признак следует приводить в диагнозах нитцший вместе с числом фибул и штрихов на 10 мкм, причем желательно вычислять его не для одной, а для нескольких створок из вариационного ряда описываемого вида, а затем находить среднее число. Для большей стандартизации результатов подсчет структурных элементов на створке необходимо производить от срединной фибулы.

Достаточно постоянным диагностическим признаком видов рода *Nitzschia* является степень окремнения панциря, т. е. наличие у вида того или иного типа панциря, например с сильно окремневшими или со слабо окремневшими створками. Основной диагностический признак представителей секции *Pseudonitzschia* Per. — тип структуры с развитыми поперечными ребрами. Присутствие складки, которая проходит вдоль продольной оси створки, является константной характеристикой видов из секций *Panduriformes* Grun. и *Tryblionellae* (W. Sm., Grun.) Hust.

Длина и ширина створки — классические признаки, применяемые для диагностики видов рода *Nitzschia*. Эти признаки мы рассматриваем вместе, так как их изменение в конечном итоге приводит к вариациям формы створки. В диагнозах нитцший встречается и такая характеристика, как отношение длины створки к ее ширине, которое довольно изменчиво и поэтому относится к второстепенным. Для таксономической оценки видов рода *Nitzschia* важную роль играет строение шва. Шов сообщается с полостью клетки с помощью крупных отверстий, называемых промежутками, которые могут иметь круглую, эллиптическую и прямоугольную форму. Это один из дополнительных признаков рода. Еще одним дополнительным признаком является наличие в системе канала—шва центрального узелка, о присутствии которого свидетельствует увеличенное расстояние между двумя срединными фибулами.

При диагностике полиморфных видов рода *Nitzschia* заслуживают внимания и такие признаки, как число ареол в штрихе и число рядов ареол в промежутке между двумя соседними поперечными ребрами. Например, наличие двух-трех рядов ареол в штрихе характерно для представителей секций *Pseudonitzschia* и *Fragilariopsis* (Hust.) Hasle (Hasle, 1968, 1972).

Строение колоний и форму хлоропласта можно наблюдать в фиксированных образцах без предварительной их обработки. Так как подавляющее большинство представителей рода *Nitzschia* встречается в виде одиночных форм, а колониальность присуща лишь немногим видам этого рода, для последних данный признак является основным. Форма хлоропластов у нитший, по имеющимся сведениям, в течение суток может изменяться (Haupt, 1962). Так, у *N. palea* (Kütz.) W. Sm. при слабом освещении хлоропласт имеет округлую форму, одако заметно увеличивается на свету. Кроме того, указывалось, что при высокой концентрации растворенных в воде органических веществ некоторые виды рода *Nitzschia*, питающиеся автотрофно, могут частично или даже полностью переходить на гетеротрофное питание, причем иногда с редукцией хлоропластов (Cholnoky, 1926; Lewin, 1953). В природе мы наблюдали частичную редукцию хлоропластов у *N. kuetzingiana* Hilse, обитавшей в обрастаниях на каменистом дне ручья при низкой освещенности в зимний подледный период.

Для точной оценки таксономической значимости признаков и выяснения существующих между ними зависимостей была предпринята их статистическая обработка. У *N. kuetzingiana* Hilse var. *kuetzingiana* и var. *exilis* Grun., а также у *N. communis* Rabh. были подсчитаны числа структурных элементов: штрихов и фибул, вычислено их отношение. Кроме того, измерялись длина и ширина створок и вычислялось их отношение, подсчитывалось число ареол в поперечном ряду створки. На основе учета семи признаков у 30 экземпляров каждого вида и каждой разновидности вычислены следующие характеристики: размах значения (ρ) — величина, характеризующая изменчивость признака; среднее арифметическое (M) и ошибка среднего арифметического (m); среднее квадратичное отклонение (σ) и коэффициент вариации (CV) для сравнения разных признаков (обозначения приводятся по Плохинскому, 1970). Результаты исследования даны в табл. 1. Результаты вычисления корреляционных характеристик — коэффициентов корреляции r и критерия достоверности этих коэффициентов t_r — между различными признаками представлены в табл. 2.

ТАБЛИЦА 1

Результаты статистической обработки признаков видов рода *Nitzschia*

Признак	№ признака	P	$M+m$	σ	CV
N. communis (n=30)					
Длина створки	1	22—10	15.93±0.66	3.65	22.95
Ширина створки	2	6—2.5	4.11±0.14	0.81	19.92
Отношение длины к ширине	3	5.31—2.56	3.98±0.13	0.75	18.91
Число штрихов в 10 мкм	4	39—24	30.60±0.77	4.23	13.82
Число фибул в 10 мкм	5	16—9	12.33±0.30	1.68	13.68
Отношение числа штрихов к числу фибул	6	2.67—2.27	2.48±0.01	0.10	4.10
Число ареол в поперечном ряду	7	20—11	15.96±0.34	1.90	11.91
N. kuetzingiana var. *kuetzingiana* (n=30)					
Длина створки	1	16—7.8	11.28±0.44	2.45	21.77
Ширина створки	2	3.7—1.4	2.38±0.10	0.57	24.31
Отношение длины к ширине	3	8.06—3.13	4.91±0.22	1.26	25.85
Число штрихов в 10 мкм	4	32—15	22.45±0.73	4.07	18.14
Число фибул в 10 мкм	5	68—32	47.90±1.46	8.17	17.06
Отношение числа штрихов к числу фибул	6	2.29—2.05	2.13±0.00	0.05	2.58
Число ареол в поперечном ряду	7	12—10	10.74±0.14	0.81	7.58
N. *kuetzingiana* var. *exilis* (n=30)					
Длина створки	1	19.5—6	10.51±0.54	3.01	28.63
Ширина створки	2	3.1—1.4	2.08±0.08	0.44	21.28
Отношение длины к ширине	3	7.80—3.33	5.15±0.20	1.12	21.85
Число штрихов в 10 мкм	4	29—16	21.76±0.68	3.74	17.21
Число фибул в 10 мкм	5	84—46	63.33±1.98	10.85	17.13
Отношение числа штрихов к числу фибул	6	2.96—2.78	2.91±0.00	0.04	1.44
Число ареол в поперечном ряду	7	14—10	12.53±0.21	1.16	9.30

Сравнение коэффициентов вариации признаков показало, что самыми изменчивыми характеристиками у *N. kuetzingiana* являются длина створки и отношение длины к ширине створки. Наиболее стабильным остается отношение числа штрихов к числу фибул, т. е. коэффициент отношения структурных элементов. Установлено, что наиболее тесная и достоверная связь существует между такими признаками, как длина и ширина створки (r_{1-2}), а также между числом штрихов и фибул на 10 мкм (r_{4-5}). Связи между другими признаками более слабые и могут носить случайный характер.

Сопоставление величины и знаков коэффициентов корреляции показывает, что с увеличением длины створки должна увеличиваться и ее ширина, отношение длины к ширине створки и число ареол в поперечном ряду, а число штрихов в 10 мкм имеет тенденцию к уменьшению.

На основании полученных нами результатов, свидетельствующих о стабильности или непостоянстве изученных признаков, и литературных данных мы раз-

ТАБЛИЦА 2

Коэффициент корреляции между различными признаками видов рода *Nitzschia*

Коэффициенты корреляции	*N. communis*	*N. kuetzingiana* var. *kuetzingiana*	*N. kuetzingiana* var. *exilis*	Коэффициенты корреляции	*N. communis*	*N. kuetzingiana* var. *kuetzingiana*	*N. kuetzingiana* var. *exilis*
r_{1-2}	+0.68	+0.40	+0.59	t_{2r-7}	—0.58	+0.58	+0.42
tr_{1-2}	+4.048	+1.93	+3.26	r_{3-4}	—0.02	—0.02	—0.27
r_{1-3}	+0.36	+0.46	+0.58	t_{r3-4}	—0.10	—0.12	—1.23
t_{r1-3}	+1.71	+2.28	+3.17	r_{3-5}	—0.02	—0.04	—0.25
r_{1-4}	+0.22	—0.27	—0.29	t_{r3-5}	—0.11	—0.18	—1.15
t_{r1-4}	+0.98	—1.24	—1.34	r_{3-6}	+0.05	—0.12	+0.15
r_{1-5}	+0.15	—0.28	—0.29	t_{r3-6}	+0.23	—0.54	+0.69
t_{r1-5}	+0.67	—1.29	—1.36	r_{3-7}	+0.10	—0.33	—0.02
r_{1-6}	+0.19	+0.05	—0.08	t_{r3-7}	+0.46	—1.54	—0.08
t_{r1-6}	+0.87	+0.23	—0.38	r_{4-5}	+0.96	+0.99	+0.99
r_{1-7}	+0.01	—0.26	+0.17	t_{r4-5}	+14.94	+32.26	+48.58
t_{r1-7}	+0.06	—1.18	+0.78	r_{4-6}	+0.15	—0.37	+0.03
r_{2-3}	—0.32	—0.59	—0.21	t_{r4-6}	+0.67	—1.77	+0.14
t_{r2-3}	—1.49	—3.24	—0.95	r_{4-7}	+0.01	+0.07	+0.17
r_{2-4}	+0.19	—0.09	—0.22	t_{r4-7}	+0.08	+0.33	+0.79
t_{r2-4}	+0.87	—0.39	—1.00	r_{5-6}	—0.12	—0.27	+0.11
r_{2-5}	+0.09	—0.09	—0.24	t_{r5-6}	—0.54	—1.22	+0.50
t_{r2-5}	+0.42	—0.40	—1.12	r_{5-7}	—0.06	+0.05	+0.16
r_{2-6}	+0.30	+0.10	—0.31	t_{r5-7}	—0.26	+0.24	+0.74
t_{r2-6}	+1.41	+0.47	—1.46	r_{6-7}	+0.25	—0.10	—0.04
r_{2-7}	—0.13	+0.13	+0.09	t_{r6-7}	+1.14	—0.43	—0.19

Примечание. r_{1-2} — коэффициент корреляции между первым и вторым признаками и т. д.; t_r — критерий достоверности коэффициента корреляции; r_{1-2} (знак «плюс») — связь положительная, т. е. в данном случае с увеличением значения первого признака будет увеличиваться и значение второго признака (так же и для других признаков); r_{1-2} (знак «минус») — связь отрицательная, т. е. в данном случае с увеличением значения первого признака значение второго будет уменьшаться (так же и для других признаков); $r = 0.25$ — связь слабая, т. е. может носить случайный характер, $r = 50$ — средняя, $r = 0.75$ — сильная, т. е. наиболее достоверная.

ТАБЛИЦА 3

Диагностические признаки видов рода *Nitzschia*

№ признака	Основные	Второстепенные	Дополнительные
1	Тип колонии	Ширина створки	Наличие центрального узелка
2	Тип структуры панциря	Отношение длины створки к ее ширине	Неравномерное чередование фибул
3	Длина створки	Продольная складка	Форма промежутков
4	Форма створки	Положение шва	Число рядов ареол между ребрами
5	Коэффициент отношения структурных элементов	Удлиненные фибулы, переходящие в поперечные ребра	Число ареол в штрихе
6	Число штрихов на 10 мкм	—	Форма ареол
7	Число фибул на 10 мкм	—	—

граничили признаки, применяющиеся для диагностики видов рода *Nitzscihia*, на основные, второстепенные и дополнительные (табл. 3), как это уже было предложено для рода *Thalassiosira* Cl. (Макарова, 1976).

При описании видов рода *Nitzschia* вышеперечисленные признаки необходимо располагать согласно стандартизированной схеме построения диагнозов, принятой на III Международном симпозиуме диатомистов (Макарова, 1977).

Благодарим С. И. Генкала за помощь в обработке полученных данных на ЭВМ Института биологии внутренних вод АН СССР (пос. Борок).

ЛИТЕРАТУРА

Макарова И. В. (1976). Морфологическая изменчивость панциря некоторых видов рода *Thalassiosira* и ее таксономическое значение. Бот. ж., 61, 11. — Макарова И. В. (1977). Предложения для стандартизации терминологии и диагнозов по диатомовым водорослям. Бот. ж., 62, 2. — Михайлов В. И. (1975). Морфологическая изменчивость двух видов рода *Nitzschia* Hass., обрастающих колонии планктонных синезеленых водорослей. Бот. ж., 60, 3. — Плохинский Н. А. (1970). Биометрия. М., Изд. МГУ. — Cholnoky B. (1926). Beitrage zur Kentnis des Chromatophorenbaues der Diatomeen. Bot. Közl., 23. — Hasle G. R. (1968). Observation on the marine diatom *Fragilariopsis kerguelensis* (O'Meara) Hust. in the scanning elektron microscope. Norwegian J. Bot., 15, 3. — Hasle G. R. (1972). *Flagilariopsis* Hustedt as a section of the genus *Nitzschia* Hassal. Beih. Nova Hedw., 39. — Haupt N. (1962). Intracellular movements. In: Physiology and biochemistry of Algae. New York. — Hoestetter H. P., Rutherford K. D. (1976). Polymorphism of the diatom *Pinnularia brebissonii* in culture and a field collection. J. Phycol., 12, 2. — Lewin I. C. (1953). Heterotrophy in diatoms. Microbiol., 9. — Schoeman F. R., Archibald R. E. M., Barlow D. J. (1976). Structural observations and notes on the freshwater diatom *Navicula pelliculosa* (Brebisson ex Kützing) Hilse. Brit. Phycol. J., 11, 3.

Институт биологических проблем Севера
ДВНЦ АН СССР,
Магадан.

Получено 29 V 1979.

УДК 581.132

И. М. Магомедов, М. Г. Агаев

НЕКОТОРЫЕ ЭВОЛЮЦИОННЫЕ АСПЕКТЫ C_4-ФОТОСИНТЕЗА

I. M. MAGOMEDOV, M. G. AGAEV. SOME EVOLUTIONARY ASPECTS OF C_4-PHOTOSYNTHESIS

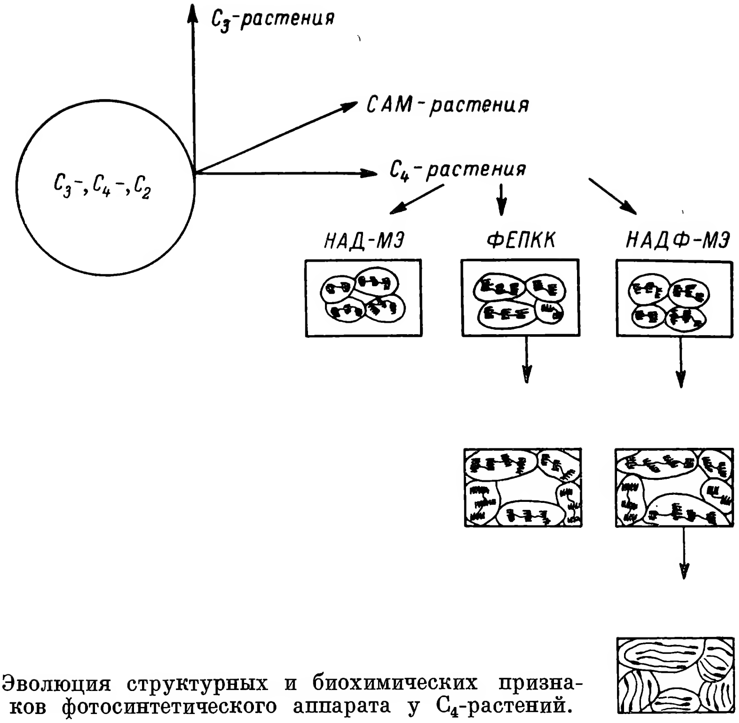
Проведен анализ различных гипотез о происхождении C_4-фотосинтеза. Предложена обобщенная схема становления углеродного метаболизма в трех подгруппах C_4-растений в связи с ультраструктурой клеток мезофилла и обкладки проводящего пучка и функционированием ферментов синтеза и декарбоксилирования C_4-кислот как источника углекислоты для осуществления фотосинтеза.

К настоящему времени известно, что C_4-путь фотосинтеза обнаружен у растений 943 видов из 18 семейств и 196 родов (Raghavendra, Das, 1978). По мнению ряда авторов, C_4-растения являются наиболее продуктивными среди цветковых растений (Black, 1973; Магомедов, 1974; Bassham, 1977). Свыше 15 родов имеют как C_3-, так и C_4-виды. Найдены различные популяции в пределах вида, одни из которых характеризуются C_3-, а другие — C_4-путем фотосинтеза (Smith, Robbins, 1974; Sayre, Kennedy, 1977). Известны также виды с промежуточными признаками C_4- и C_3-растений (Sayre, Kennedy, 1977; Ku, Edwards, 1978).

В свете изложенного приобретает большое значение выяснение филогенетических связей, а также этапов формирования нового пути углерода в ходе становления углеродного метаболизма у ряда растений тропического происхождения, поскольку далеко не все семейства южного происхождения обладают C_4-путем. Всестороннее исследование фотосинтетической системы C_4-растений (в том числе в эволюционном аспекте) несомненно имеет не только теоретическое, но и практическое значение.

Экспериментально было установлено, что универсальным циклом восстановления углекислоты, характерным как для высших, так и для низших растений, является цикл Кальвина (Calvin, Bassham, 1962). Эволюционные аспекты цикла Кальвина рассматриваются в ряде работ (Fuller, 1971; Доман и др., 1974; Заленский, 1974; Романова, 1974). О. В. Заленский (1974) пишет: «Цикл Хетча и Слека может быть новым эволюционным событием в вопросе о путях фотосинтетической фиксации CO_2. Однако для этого необходимы строгие доказательства отличия этой „надстройки“ к циклу Кальвина от темнового бета-карбоксилирования, являющегося одним из самых древних процессов фиксации CO_2».

C_4-путь как надстройка к C_3-циклу возникла, вероятно, в давние геологические эпохи, когда происходило снижение концентрации CO_2 в результате интенсивного фотосинтеза, климат становился более сухим и усиливался ксероморфогенез. Вывод о том, что C_4-путь характерен для молодых таксонов, следует из анализа его встречаемости среди порядков высших растений. C_4-путь об-



Эволюция структурных и биохимических признаков фотосинтетического аппарата у C_4-растений.

наружен у представителей *Caryophyllales*, *Euphorbiales*, *Geraniales*, *Asterales*, *Schrophulariales*, *Cyperales*, *Poales*.

Однако можно было бы ожидать, что C_4-путь представлен у более древних форм растений, так как его ключевой фермент — фосфоенолпируваткарбоксилаза (ФЕП-карбоксилаза) — способен осуществлять и гетеротрофную фиксацию CO_2, которая имеет место и у низших биологических систем. Так, по мнению S. Lee с соавторами (1970), C_4-путь является более примитивной формой усвоения углекислоты. К этому выводу авторы пришли на основе изучения состава и расположения аминокислот в молекуле ферредоксина из разных классов растений. Ниже представлена схема эволюции углеродного метаболизма (Lee et al., 1970)

Растения только с циклом Кальвина
↑
Растения с C_4-путем углерода
↑
Пурпурные фотосинтезирующие бактерии
↑
Зеленые фотосинтезирующие бактерии
↑
Анаэробные нефотосинтезирующие бактерии
↑
Серные бактерии

Следовательно, эти авторы считают, что C_4-растения являются наиболее древними из цветковых растений.

Мы поддерживаем другую точку зрения, согласно которой C_4-путь является надстройкой к C_3-пути. Иначе говоря, предками C_4-растений были C_3-растения (Карпилов, 1970; Hatch et al., 1972; Магомедов, Агаев, 1977; Магомедов и др., 1978). За последние годы появились новые данные в пользу этой гипотезы, и мы остановимся более подробно на физиологических и биохимических характеристиках промежуточных форм между C_3- и C_4-типами фотосинтеза. Выше мы приводим обобщенную схему, в которой указаны возможные пути эволюции углеродного метаболизма (см. рисунок).

Для рассмотрения эволюционных аспектов C_4-фотосинтеза привлекаются данные по изменению величины дискриминации C^{13} ($\sigma C^{13}\,{}^0/_{00}$), физиолого-биохимические показатели, анатомия листа, а также результаты анализа ультраструктуры клеток и расположения в них органел.

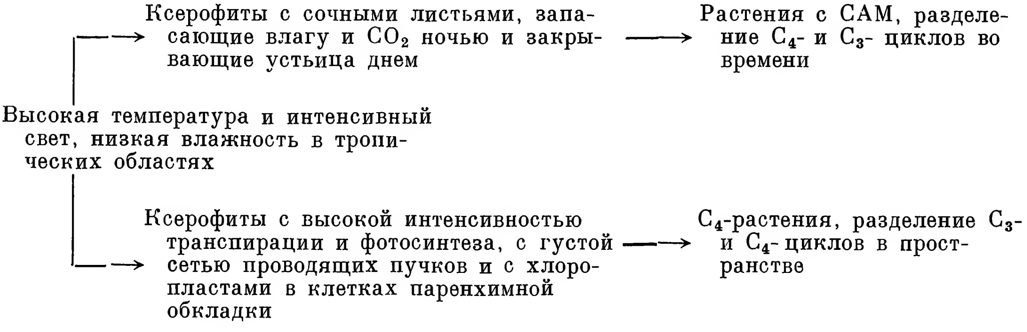
J. Troughton (1971) и J. Troughton и др. (1974) сравнили дискриминацию углерода в образцах угля из различных геологических эпох (от плиоцена до перми) и у современных растений. Оказалось, что величина σC^{13}, характерная для растений с C_3-циклом, т. е. выше $-25^0/_{00}$, свойственна всем образцам угля. Авторы считают, что результаты их исследований говорят о том, что C_3-тип действовал как главный механизм фиксации углекислоты с тех пор, как растения вышли на сушу. Данные о существовании в эти эпохи C_4-растений ими не получены.

I. Evans (1971), анализируя литературные данные, приходит к заключению, что C_4-путь и обмен кислот по типу толстянковых (CAM) являются недавними приложениями к более древнему C_3-пути. W. Downton (1971) анализирует физиолого-биохимические свойства и анатомические особенности листа в связи с адаптацией C_4-растений к аридным условиям. Он также считает, что C_4-путь это новое приспособление для сохранения жизнеспособности растений в условиях жаркого и сухого климата.

Ю. С. Карпилов (1970) предложил свою гипотезу развития фотосинтетической функции растений. Согласно его представлениям, в природе происходило независимое друг от друга эволюционное становление углеродного метаболизма у двух типов ксерофитов: C_4-растений и CAM-растений.

Отметим основные признаки, появившиеся в эволюции ксерофитов с C_4- и CAM-типом метаболизма:

1) развитие частой сети проводящих пучков и компактного мезофилла в листьях; 2) возникновение хлоропластов в клетках обкладки пучков; 3) развитие системы транспорта ассимилятов между клетками мезофилла и клетками обкладки пучков; 4) локализация крахмал-синтезирующей системы в пластидах клеток обкладки; 5) специализация хлоропластов мезофилла к ФЕП-карбоксилазе и нециклическому фотофосфорилированию. Ниже приводится схема возникновения двух типов ксерофитов C_4- и CAM-растений по Карпилову (1970).


Ксерофиты с сочными листьями, запасающие влагу и CO_2 ночью и закрывающие устьица днем
Растения с CAM, разделение C_4- и C_3- циклов во времени
Высокая температура и интенсивный свет, низкая влажность в тропических областях
Ксерофиты с высокой интенсивностью транспирации и фотосинтеза, с густой сетью проводящих пучков и с хлоропластами в клетках паренхимной обкладки
C_4-растения, разделение C_3- и C_4- циклов в пространстве

W. Laetch (1969) предположил, что C_4-путь возник как следующий шаг эволюции от растений с CAM. Однако результаты исследований некоторых авторов (Smith, Robbins, 1974) свидетельствуют в пользу гипотезы Карпилова (1970).

Наибольший интерес представляют результаты исследований по эволюции углеродного метаболизма у злаков. Разнообразие структуры листа обнаруживается у злаков, среди которых имеются C_3-, C_4- и промежуточные виды.

Коротко остановимся на возможной эволюции анатомии листа у злаков и сопоставим эти данные с функционированием того или иного пути углерода. По-видимому, наиболее примитивной формой строения листа является фестукоидный тип (Цвелев, 1976), который был исходным для всех злаков. В этом типе отсутствует развитая внешняя паренхимная обкладка, она не ограничена от диффузной хлоренхимы. В клетках имеется только один тип хлоропластов. Следующим этапом является возникновение тонкостенной обкладки, в клетках которой содержатся по нескольку неспециализированных хлоропластов. Для него характерно также уменьшение межклетников. Это бамбузоидный тип анатомической структуры листа. В ходе дальнейшей эволюции, вероятно, произошли утолщение стенок обкладочных клеток, увеличение компактности мезофилла, возникло радиальное расположение хлоренхимных клеток. В результате образовались новые типы — паникоидный и хлоридоидный. Последние типы структуры в основном характерны для C_4-видов злаков.

Как известно, среди C_4-растений имеются три подгруппы, различающиеся по ферментам, ответственным за декарбоксилирование C_4-кислот: НАДФ-«малик»-энзимная (НАДФ-МЭ), фосфоенолпируваткарбоксикиназная (ФЕПКК), НАД-«малик»-энзимная (НАД-МЭ). Многие трибы злаков содержат виды этих подгрупп, но в разных соотношениях. Так, подсем. *Eragrostoideae* в основном представлено C_4-формами: НАД-МЭ-типом (*Sporoboleae*, *Eragrosteae*, *Chlorideae*) и ФЕПКК-типом (*Zoysieae*, *Sporoboleae*, *Chlorideae*). Вероятно, у представителей этих подгрупп C_4-путь является наиболее древним. Возникновение C_4-пути в подсем. *Arundinoideae*, видимо, произошло двумя независимыми способами. C_4-представители трибы *Danthonieae* имеют много общего с представителями трибы *Panicoideae*, что указывает на филогенетическую близость этих триб. В трибе *Aristideae* эволюция углеродного метаболизма в сторону C_4-пути, вероятно, «стартовала» от рода *Sartidia* (у которого отсутствует «корончатый» тип анатомии листа) к *Stipagrostis*, у которого клетки наружной паренхимной обкладки крупнее, чем внутренней, и не содержат хлоропластов. От *Stipagrostis* эволюция далее идет в сторону *Aristida*, где происходит появление хлоропластов в клетках наружной паренхимной обкладки, образуя двойную обкладку.

Максимальное разнообразие путей эволюции C_4-фотосинтеза представлено в трибе *Panicoideae*. Небольшие подтрибы *Isachneae*, *Boivenelleae*, *Lecomtelleae* представлены целиком C_3-видами; подтрибы *Andropogoneae*, *Anthrephoreae*, *Arthropogoneae*, *Garnotieae*, *Trachyleae* — в основном C_4-видами.

Род *Panicum* содержит C_3- и C_4-формы растений. Среди последних имеются виды с НАДФ-МЭ-, ФЕПКК-, НАД-МЭ-типами метаболизма углерода, которые характеризуются различной степенью организованности структуры хлоропластов обкладочных клеток и разным расположением пластид внутри клетки (Gutieriz et al., 1974). Так, у растений, у которых основной фермент, играющий роль в переработке малата, — НАДФ-МЭ, хлоропласты обкладки агранальные, разной степени организованности, расположенные центробежно. У ФЕПКК-типа хлоропласты обкладки имеют граны, положение их внутри клетки центробежное. У представителей НАД-МЭ-варианта хлоропласты гранальные, расположенные центростремительно, декарбоксилирование C_4-кислоты осуществляется в митохондриях при участии НАД-МЭ.

Образование C_4-кислот происходит в клетках мезофилла у трех подгрупп C_4-растений при участии ФЭП-карбоксилазы. Следует подчеркнуть, что ФЕП-карбоксилаза C_4-растений существенно отличается от обычной, гетеротрофной формы. Известно, что C_4- и C_3-растения в темноте фиксируют CO_2 почти с одинаковой скоростью (Black, 1973). Показано также, что ФЕП-карбоксилаза из C_4-растений имеет два изофермента в отличие от C_3-растений, где представлена иная форма фермента. В этиолированных проростках кукурузы также обнаружена одна форма, однако на свету происходит синтез de novo второй молекулярной формы (Юзбеков, 1978). Выявлены также различия в молекулярных формах НАДФ-МЭ, аспартатаминотрансферазы, поэтому мы можем сказать, что ФЕП-карбоксилаза и другие ферменты C_4-фотосинтеза в ходе становления углеродного метаболизма приобрели новые формы, осуществляющие фотосинтетические функции.

Для понимания эволюции C_4-фотосинтеза особенно интересны данные о нахождении промежуточных форм между C_4- и C_3-видами в пределах как одного рода, так и вида. Например, по данным R. Kanai, M. Kashiwagi (1975), R. Brown, W. Brown (1975), *Panicum milioides* на основе первичных продуктов фиксации углекислоты относится к C_3-видам, по анатомии листовой пластинки — к C_4-формам, а по углекислотному компенсационному пункту (УКП) этот таксон занимает промежуточное положение между C_3- и C_4-видами. По сравнению с C_3-растениями *P. milioides* слабо реагирует на изменение концентрации кислорода. При концентрации до 10% влияние кислорода такое же, как у C_4-видов, при дальнейшем увеличении концентрации O_2 начинается ингибирование фотосинтеза, как у C_3-растений. При естественной концентрации CO_2 наибольшее количество первичных продуктов фотосинтеза составляют C_3-соединения. Однако при использовании необычно низкой концентрации CO_2, близкой к УКП, — 20—30 ppm, усиливается образование C_4-кислот. Вероятно, при низких концентрациях CO_2 в конкуренции между ФЕП-карбоксилазой и РДФ-карбоксилазой за CO_2 «выигрывает» ФЕП-карбоксилаза и это приводит к усилению синтеза C_4-кислот. Это еще раз подтверждает, что в формировании C_4-пути наряду с другими факторами ведущую роль сыграло значительное уменьшение концентрации CO_2 в недавние геологические эпохи (Ронов, 1964; Databasedеев, 1977; Будыко, 1977).

Более подробные биохимические исследования (Rathnam, Cholet, 1979) показали, что в листьях *P. milioides* C_4-цикл функционирует в ограниченной степени, РДФ-карбоксилаза локализована в клетках как мезофилла, так и обкладки проводящего пучка. В декарбоксилировании C_4-кислот участвует НАД-МЭ. Указанные авторы считают, что редукция фотодыхания у *P. milioides* обусловлена повышением концентрации CO_2 в местах карбоксилирования РДФ. Изложенные факты позволяют считать, что до настоящего времени у *P. milioides* не произошла полная дифференцировка функций в клетках мезофилла и обкладки. Такие же сведения имеются и для *P. hians* (Ku, Edwards, 1978).

Значительное внутривидовое различие в C_3- и C_4-путях найдено и в роде *Mollugo* (сем. *Aizoaceae*). Так, *M. cerviana* из Мексики имеет $\sigma C^{13}\%$ — $27^{0}/_{00}$, другая популяция также из Мексики — $13^{0}/_{00}$ (C_4-путь). Подробно изучены 4 популяции *M. verticillata* из различных штатов США. Установлено следующее: после 3-секундной экспозиции в CO_2^{14} растения популяций из Канзаса и Айовы имели около 40% включения C^{14} в C_4-кислоты, в то время как представители популяций из Массачусетса — всего 11%. По C_3-продуктам результаты были противоположными. При выращивании в условиях низкой концентрации O_2 (2%) у растений популяций из Канзаса фотосинтез возрастал на 11, а из Массачусетса — на 20.9% (Sayre, Kennedy, 1977). То, что *M. verticillata* является промежуточной формой, подтверждают данные и по определению фотодыхания и УКП: у одних популяций эти показатели ближе к C_4-формам, а у других популяций, где имеется достаточная обеспеченность водой, — к C_3. Исследование активности ферментов углеродного метаболизма показало, что в популяциях из Канзаса активность C_4-ферментов выше, чем в популяциях из других штатов. Декарбоксилирование C_4-кислот осуществляется при участии НАД-МЭ. Следует особо подчеркнуть, что в этих популяциях не обнаружена активность пируватфосфатдиканазы, которая является ответственной за синтез ФЕП. Возможно, что ФЕП поставляется за счет дыхания, но экспериментальных данных нет (Sayre, Kennedy, 1979).

В роде *Panicum* также найдены виды, где имеются популяции с C_3- и C_4-типами метаболизма. Из 5 видов рода *Alloteropsis* 4 целиком представлены C_4-растениями, а среди рас *A. semialata* есть как C_3-, так и C_4-формы (Ellis, 1974).

Исходя из вышеизложенного, можно считать, что эволюция углеродного метаболизма в роде *Panicum* шла от видов с НАД-МЭ, у которых основная функция в передаче углерода сохранилась за митохондриями, к видам, у которых декарбоксилирование C_4-кислот происходит при участии хлоропластов, что указывает на дальнейшую специализацию в пределах обкладочной клетки. Изменение положения хлоропластов в клетках обкладки и в их структуре может быть эволюционно полезным признаком (Gutieriez et al., 1974). Если потеря гран хлоропластами обкладки является сильной специализацией и эволюционным продвижением в C_4-фотосинтезе, то возможной «траекторией» эволюции может быть путь от C_3- к НАД-МЭ-типу C_4-пути с центростремительным положением хлоропластов и от него к ФЕПКК-видам с преимущественно центробежными хлоропластами (некоторые виды этого типа еще имеют НАД-МЭ-активность в дополнение к активности ФЕПКК). Следовательно, относительно молодыми являются, на наш взгляд, НАДФ-МЭ-виды с центробежным расположением хлоропластов с различной степенью структурной организованности (только межгранные тилакоиды, редуцированные граны, нормальные граны). На рисунке представлена схема возможных путей дивергентной эволюции углеродного метаболизма в C_4-растениях.

Заслуживает внимание и то, что хлоропласты клеток мезофилла у трех подгрупп C_4-растений выполняют различные функции. Так, щавелевоуксусная кислота, образующаяся в цитоплазме клеток мезофилла НАДФ-МЭ-типа, поступает в хлоропласт, там использует восстановитель НАДФН и переходит в яблочную кислоту, в то время как у НАД-МЭ- и ФЕПКК-видов основным стабильным продуктом первичной фиксации CO_2 является аспарагиновая кислота, синтез которой локализован в цитоплазме клеток мезофилла.

Эти факты также поддерживают положение, что НАД-МЭ- и ФЕПКК-типы являются более примитивными, чем НАДФ-МЭ-тип.

Приведенные данные позволяют считать, что в ходе параллельной эволюции фотосинтетической функции во многих семействах, родах, видах цветковых растений произошло формирование более эффективного (при низких концентрациях CO_2 и высокой инсоляции) C_4-пути углерода. Наряду с этим осуществлялась, а также, вероятно, продолжает осуществляться дивергентная эволюция механизмов фотосинтеза, в результате которой образовались несколько подгрупп среди C_4-растений. Мы считаем также, что предковыми формами как для C_4-, так и для САМ-растений явились C_3-виды (Карпилов, 1970; Магомедов, Агаев, 1977; Магомедов и др., 1978), которые в результате адаптациогенеза посредством естественного отбора приобрели новые признаки, необходимые для успешного существования организмов в аридных регионах тропических и субтропических зон. Независимое возникновение C_4-фотосинтеза в различных таксонах покрытосемянных может служить весьма ярким примером, иллюстрирующим действие закона гомологической изменчивости Н. И. Вавилова (1935). Филогенетическое единство покрытосемянных, эвадаптивность C_4-цикла фотосинтеза и универсальность закона Вавилова дают основание предположить, что в ходе грядущей естественной эволюции цветковых растений неизбежно будут возникать все новые и новые C_4-формы. Вместе с тем мы вправе выдвинуть предложение о необходимости приступить к широким исследованиям по созданию форм разнообразных цветковых растений, где C_4-кислоты являются источником углекислоты для осуществления фотосинтеза, мобилизуя весь арсенал селекционно-генетических, молекулярно-биологических, экспериментально-эволюционных и других методов.

ЛИТЕРАТУРА

Будыко М. И. (1977). Глобальная экология. М., Мысль. — Вавилов Н. И. (1935). Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. В кн.: Теоретические основы селекции растений, 1. Л., Госиздат. — Доман Н. Г., Фирсов Н. Н., Чернадьев И. И. (1974). Сравнительно-эволюционные аспекты развития фотосинтетической ассимиляции углерода. В кн.: Проблемы эволюционной физиологии растений. Л., Наука. — Databases Дородеев О. (1977). Геохимическая деятельность живого вещества и великие оледенения. В кн.: Земля и люди. М., Мысль. — Заленский О. В. (1974). Эволюция путей фотосинтетической фиксации углекислоты. В кн.: Проблемы эволюционной физиологии растений. Л., Наука. — Карпилов Ю. С. (1970). Фотосинтез ксерофитов. Эволюционные аспекты. Кишинев, РИО АН МССР. — Магомедов И. М. (1974). Фотосинтез и метаболизм углерода у растений с циклом дикарбоновых кислот. Бот. ж., 59, 1. — Магомедов И. М. (1978). Физиолого-биохимические особенности фотосинтеза C_4-растений и растений с обменом кислот по типу толстянковых. Тез. симп. «Продуктивность фотосинтезирующих систем в экстремальных условиях». Улан-Удэ. — Магомедов И. М., Агаев М. Г. (1977). Эволюция углеродного метаболизма цветковых растений с циклом C_4-дикарбоновых кислот. В кн.: Генетика фотосинтеза. Душанбе, Дониш. — Магомедов И. М., Тищенко Н. Н., Агаев М. Г. (1978). Биохимические особенности фотосинтеза C_4-растений в связи с их эволюцией. Тр. Петергоф. биол. инст., 27. — Романова А. К. (1974). Энзиматические аспекты автотрофии и эволюция. В кн.: Проблемы эволюционной физиологии растений. Л., Наука. — Ронов А. Б. (1964). Общие тенденции в эволюции состава земной коры, океана и атмосферы. Геохимия, 8. — Цвелев Н. Н. (1976). Злаки СССР. Л., Наука. — Юзбеков А. К. (1978). Светоиндуцированный синтез ферментов C_4-пути фотосинтеза в этиолированных листьях кукурузы. Вестн. ЛГУ, 3. — Bassham J. A. (1977). Increasing crop production through more controlled photosynthesis. Science, 197, 4304. — Black C. C. (1973). Photosynthetic carbon fixation in relation to net CO_2 uptake. Ann. Rev. Plant Physiol., 24. — Brown R. H., Brown W. V. (1975). Photosynthetic characteristics of *Panicum milioides*, a species with reduced photorespiration. Crop. Sci., 15, 5. — Calvin M., Bassham J. A. (1962). The photosynthesis of carbon compounds. New York. — Downton W. J. S. (1971). Adaptive and evolutionary aspects of C_4-photosynthesis. In: Photosynthesis and Photorespiration. N. Y., M. D. Hatch, C. B. Osmond, R. O. Slatyer eds. —

Ellis R. P. (1974). The significance of the occurrence of both Kranz and non-Kranz leaf anatomy in the grass species *Alloteropsis semialata*. South. Afr. J. Sci., 70, 6. — Evans I. T. (1971). Evolutionary, adaptive and enviromental aspects of the photosynthetic pathway: Assesment. In: Photosynthesis and photorespiration. N. Y., M. D. Hatch, C. B. Osmond, R. O. Slatyer eds. — Fuller R. C. (1971). The evolution of photosynthetic carbon metabolism; the role of sequences ancillary to the Calvin cycle. In: Biochemical evolution and the origen of life. Ed. by B. Schoffenids. Amsterdam—London. — Gutieriez M., Gracen V. E., Edwards G. E. (1974). Biochemical and cytological relationship in C_4-plants. Planta, 119, 3. — Hatch M. D., Osmond C. B., Troughton J. H., Björkman O. (1972). Physiological and biochemical characteristics of C_3- and C_4-*Atriplex* species and hybrids in relation to the evolution of the C_4-pathway. Carnegie Inst. Ann. Rept., 71. — Kanai R., Kashiwagi M. (1975). *Panicum milioides*, a *Gramineae* plant having Kranz leaf anatomy without C_4-photosynthesis. Plant. Cell Physiol., 16, 5. — Kennedy R. A., Laetsch W. M. (1974). Plant species intermediate for C_3-, C_4-photosynthesis. Science, 184, 4141. — Ku S. B., Edwards G. E. (1978). Photosynthetic efficiency of *Panicum hians* and *Panicum milioides* in relation to C_3- and C_4-plants. Plant. Cell Physiol., 19, 4. — Laetsch W. M. (1969). Relationship between chloroplast structure and photosynthetic carbon fixation pathways. Sci. Progr. (Oxf.), 57. — Lee S. S., Trabis J., Black C. C. (1970). Characterization of ferredoxin from Nustedge, *Cyperus ratundus* L. and other species with a high photosynthetic capacity. Archiv. Biochem. Biophys., 141, 2. — Raghavendra A. S., Das V. S. R. (1978). The occurrence of C_4-photosynthesis. A supplementary list of C_4-plants. Reported during late 1974—mild 1977. Photosynthetica, 12, 2. — Rathnam C. K. M., Chollet R. (1979). Photosynthetic carbon metabolism in *Panicum milioides*, a C_3—C_4 intermediate species; evidence for a limited C_4-dicarboxylic acid pathway of photosynthesis. Biochem. Biophys. Acta, 548, 3. — Sayre R. T., Kennedy R. A. (1977). Ecotypic differences in the C_3- and C_4-photosynthetic activity in *Mollugo verticillata*, a C_3—C_4 intermediate. Planta, 134, 3. — Sayre R. T., Kennedy R. A. (1979). Photosynthetic enzyme activities and localization in *Mollugo verticillata* populations differing in the levels of C_3- and C_4-cycle operation. Plant Physiol., 64, 2. — Smith B. N., Robbins M. J. (1974). Evolution of C_4-photosynthesis: an assesment based on C^{13}/C^{12} ratios and Kranz anatomy. In: Proc. of Third Inter. Congr. on Photosynthesis. Ed. by M. Avron, Amsterdam. — Ting I. P., Osmond C. B. (1973). Multiply forms of plant phosphoenolpyruvate carboxylase associated with different metabolic pathways. Plant Physiol., 51, 3. — Troughton J. H. (1971). Aspects of the evolution of the photosynthetic carboxylation reaction in plants. In: Photosynthesis and Photorespiration. N. Y., M. D. Hatch, C. B. Osmond, R. O. Slatyer eds. — Troughton J. H., Wells P. V., Mooney H. A. (1974). Photosynthetic mechanism in ancient C_4- and CAM-species. Carnegie Inst. Ann. Rept., 73.

Ленинградский государственный университет.

Получено 17 II 1979.

УДК 581.9 (571.56)

М. Е. Вощилко, Ю. П. Кожевников

ОТРАЖЕНИЕ СОВРЕМЕННОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ПОВЕРХНОСТНЫМИ СПОРОВО-ПЫЛЬЦЕВЫМИ СПЕКТРАМИ В СРЕДНЕМ ТЕЧЕНИИ р. БЕРЕЗОВКИ (БАССЕЙН р. КОЛЫМЫ)

M. E. VOTZHILKO, YU. P. KOZHEVNIKOV. THE REFLECTION OF THE MODERN VEGETATION BY THE SURFACE SPORES-POLLEN SPECTRA IN THE MIDDLE REACHES OF THE BEREZOVKA RIVER (KOLYMA RIVER BASIN)

Сопоставлены современная растительность и поверхностные спорово-пыльцевые спектры из разных местообитаний. Показаны особенности формирования поверхностных спектров в районе среднего течения р. Березовки и возможности использования их в практике спорово-пыльцевого анализа.

Изучение связи современной растительности со спектрами поверхностных проб представляет собой чрезвычайно важную область палинологии. Исследования подобного рода необходимы для реконструкции облика растительности минувших эпох на основе интерпретации спорово-пыльцевых спектров из разных отложений. В этом плане важно решение ряда кардинальных проблем, в частности установление степени соответствия поверхностных спектров той растительности, которая их формирует, и нахождение надежных критериев для воссоздания растительного покрова по составу ископаемых спорово-пыльцевых спектров. Эти две проблемы широко освещались в работах советских и зарубежных палинологов (Гричук, Заклинская, 1948; Мальгина, 1950; Федорова, 1959; Борисова, 1978; Томская, 1978; Birks, 1980; Farley-Gill, 1980, и др.).

В результате проведенных работ был установлен целый ряд закономерностей при формировании субфоссильных спектров основных географических зон СССР.

Современный пыльцевой дождь очень легко сопоставить с растительностью и уяснить, насколько точно осаждающиеся пыльца и споры соответствуют окружающей растительности количественно и качественно. При этом в спектрах могут быть выделены локальные, региональные и экстрарегиональные составляющие (Farley-Gill, 1980). В последнее время получены данные о том, что поверхностные спорово-пыльцевые комплексы хорошо коррелируют с окружающей растительностью (Борисова, 1978; Никифорова, 1978; Huttunen, 1980; Pennington, 1980, и др.). Вместе с тем показано, что во многих случаях пыльца даже ветроопыляемых древесных растений не летит далеко при слабом ветре (Huttunen, 1980). В спектрах, приведенных W. Pennington (1980) из верховьев залива Сондрё Стрёмфьорд (Западная Гренландия), лишь в двух пробах были обнаружены единичные зерна пыльцы *Dryas*, которая является обычнейшим растением в этом районе (Böcher, 1954). В. Грант (1980) привел данные Р.Н. Колвелла по изучению рассеяния пыльцы сосны (*Pinus coulteri*), меченой радиоактивным фосфором. Было установлено, что основная масса пыльцы осаждается в направлении ветра на расстоянии 3—9 м от бутылки, из которой она высыпалась, а на расстоянии свыше 45 м встречались лишь единичные зерна. Тем не менее известно, что пыльца *Pinus pumila* встречается на поверхности арктических островов, где стланик не растет. Л. А. Куприянова (1951) показала, что роль пыльцы древесных растений в поверхностных спектрах на островах в Северном Ледовитом океане выше, чем травянистых. P. Colinvaux (1967) установил, что пыльца *Picea* и *Alnus* в значительном обилии попадала во время гипситермала с Чукотки на о-в Св. Лаврентия, преодолевая расстояние не менее 140 км. Согласно Куприяновой (1951), пыльца таких древесных пород, как *Alnus*, *Pinus pumila* и *Betula*, способна лететь на 1500—2000 км. Пыльцу и споры разных видов обнаруживали в воздушных токах над океанами и на расстоянии нескольких тысяч километров от берегов (Erdtman, 1943, цит. по: Куприянова, 1951). По-видимому, этому явлению придавали слишком большое значение, хотя не вызывает сомнения, что подхваченная восходящими токами воздуха пыльца способна преодолевать огромные пространства. Скорее всего это особенно характерно для нелесных областей, но и в лесотундровых ландшафтах, например в низменности Гудзонова залива, ветроопыляемые виды в спектрах варьируют мало, тогда как неветроопыляемые подвержены сильным колебаниям (Farley-Gill, 1980). В лесных же областях разнос пыльцы и спор происходит, как правило, на небольшое расстояние, особенно у травянистых и прочих низкорослых растений. Даже пыльца дуба в лесу распространяется лишь на несколько сотен метров (Семериков, Глотов, 1971). Наши данные вполне соответствуют таким данным и, кроме того, показывают значительную роль переотложений пыльцы и спор и их заноса из соседних районов. На некоторых важных моментах интерпретации поверхностных спектров мы остановимся по ходу изложения фактического материала.

Пробы были отобраны в районе среднего течения р. Березовки, в 100 км к востоку от пос. Среднеколымск на р. Колыме. Описанию этого района посвящена специальная работа (Кожевников, 1981). Здесь же необходимо отметить, что в районе широко распространены лиственничные леса, а близ р. Березовки имеются березовые, ивовые леса и редкие тополевники. На протяженном склоне к р. Березовке обычны разнообразные варианты остепненной растительности. Здесь же встречаются крупные кусты *Pinus pumila* и *Alnus fruticosa*, которые в предгорьях образуют кустарниковый подгольцовый пояс. Арктоальпийские виды на нижних гипсометрических уровнях встречаются единично (*Cystopteris fragilis*, *Saxifraga nivalis*). Из ивовых, пыльца которых не определяется даже до рода, в районе произрастают, кроме ив и тополя, чозения и осина (*Populus tremula*). Пробы отбирались из разных местообитаний, растительность которых была описана одним из авторов (Ю. П. Кожевников). Оценки обилия отдельных видов приведены лишь для массовых растений одного вида, растущих совместно, а также для представляющих особый интерес при отражении их в спектрах, например некоторых степных видов. Во избежание случайных скоплений пыльцы пробы отбирались с поверхности щепотками с площади от 1 до 3 м^2. М. Е. Вощилко определила содержание пыльцы и спор в пробах. Полученные результаты сведены в таблицу.

В пробе № 1 отчетливо доминирует пыльца ольхи (*Alnus fruticosa*), хотя в древостое доминирует лиственница (*Larix gmelinii* ssp. *cajanderi*). По сравнению с ископаемыми спектрами количество пыльцы лиственницы в пробе № 1 весьма велико.

Salix boganidensis в растительности представлена, так же как и ольха, в обилии cop$_1$, однако проба содержала только 4 зерна пыльцы ивы. Можно отметить, что растения трех упомянутых видов имели многочисленные полуотмершие тычиночные сережки, т. е. продукция пыльцы была значительная.

Пыльца *Salix*, как правило, сохраняется плохо, и только в отдельных, особо благоприятных условиях ее бывает как в ископаемых, так и в поверхностных спектрах 10—20% и более. В низменности Гудзонова залива L. Farley-Gill (1980) установил, что пыльца кустарников хорошо представлена двумя видами ольхи и слабее — *Salix* и *Myrica*. Виды сем. *Ericaceae* образуют только местные скопления.

Calamagrostis langsdorffii, покрывающий почву под лиственничником почти сплошным покровом, во время взятия пробы цвел еще очень мало. Наличие всего лишь одного зерна пыльцы злаков в пробе говорит о том, что прошлогодняя пыльца злаков не сохраняется, поскольку паводок эту террасу, по-видимому, не затрагивает. Остальные таксоны представлены в спектре по 0.5%, или по одному зерну. Кроме того, в спектре присутствует небольшое количество заносной пыльцы. Таким образом, анализируя полученный спектр, можно сделать вывод, что в данном месте существует редкотравный ольшаник с примесью лиственницы. В действительности же здесь иная растительность.

Проба № 2 взята на участке склона выше зрелого лиственничника, однако пыльцы лиственницы по сравнению с пыльцой других растений здесь оказалось не так уж мало (подрост, имевшийся на участке, был ювенильным). Если бы по результатам пробы построить диаграмму по относительному содержанию пыльцы каждого вида, то можно было бы заключить, что она отражает существование лиственничника с ольхой и злаковым напочвенным покровом. В действительности же кусты ольхи на участке были редки, а пыльца лиственницы занесена с нижнего смежного участка (обильный опад хвои принадлежал ювенильному подросту лиственницы). Хотя на участке рос можжевельник, а чуть выше по склону были его заросли, в пробе имелось лишь одно его зерно. Наоборот, отсутствовавшая поблизости береза тощая представлена обильнее, чем любой вид разнотравья. Данный спектр плохо отражает зональную растительность, т. е. кустарничково-моховые лиственничники. Обращает на себя внимание отсутствие в пробе пыльцы насекомоопыляемых представителей семейств *Fabaceae* и *Lamiaceae*, а также значительное количество заносной пыльцы. Занос в данном случае происходит со смежных участков сверху.

Проба № 3 вполне реалистично отражает локальную растительность, хотя можно было бы ожидать большее присутствие лиственницы. Береза тощая росла неподалеку от участка и наличие ее (?) пыльцы в пробе не вызывает удивления. Однако и древесная береза встречается неподалеку, причем в значительном обилии. Поскольку ни в одной пробе ее пыльца не установлена, то нельзя исключить, что в некоторых местах пыльца древесной березы принята за пыльцу *Betula nana* ssp. *exilis*. Согласно Farley-Gill (1980), кустарниковые и древесные березы различаются по диаметру пыльцевых зерен.

Проба № 4 из степоида отличается высоким содержанием спор плаунка сибирского, который и в растительности очень обилен. Все виды, зарегистрированные на участке, за исключением *Veronica incana*, отражены в пробе. Но в ней фиксированы также многие виды, не растущие на участке и даже поблизости от него, например сфагнум. Обращает на себя внимание то, что в пробе из 130 пыльцевых зерен 39 (30%) относятся к таксонам, не представлен-

Современная растительность и ее поверхностные спектры в среднем течении р. Березовки (бассейн р. Колымы)

№ пробы	Место отбора пробы, характер растительности	Семейства и роды, представленные в поверхностных спектрах	Число зерен пыльцы или спор		Пыльца таксонов, не представленных в растительности	Число зерен пыльцы или спор	
			%	шт.		%	шт.
1	Лиственничник высотой 12—15 м на надпойменной террасе под южным склоном гряды, вытянутой полосой 7 м шир. вдоль реки, с ольхой и ивой высотой 4—5 м во II ярусе, на легком влажном наилке. Сомкнутость крон вместе со II ярусом. 0.6—0.8; покрытие наземной растительности 100%						
	Pinaceae						
	Larix gmelinii ssp. *cajanderi* — cop$_{2-3}$	*Larix*	29.5	52	*Brassicaceae* *Ericales* *Fabaceae*	 2.2 	 2 1
	Betulaceae						
	Alnus fruticosa — cop$_1$	*Alnus fruticosa*	63.7	113			
	Salicaceae						
	Salix boganidensis — cop$_1$	*Salix*	2.2	4			
	Rosaceae						
	Rubus arcticus, *Rosa acicularis*	*Rosaceae*	0.5	1			
	Poaceae						
	Poa pratensis, *Calamagrostis langsdorffii* — cop$_3$	*Poaceae*	0.5	1			
	Caryophyllaceae						
	Stellaria ciliatosepala	*Caryophyllaceae*	0.5	1			
	Polemoniaceae						
	Polemonium acutiflorum	*Polemoniaceae*	0.5	1			
		Всего зерен . .	99.3	17.4		2.2	4
2	Нижняя часть южного склона (40°) гряды, затеняемая в полдень ниже расположенным лиственничником, с обилием опада хвои; растительность преимущественно с покрытием 60—70%; выше участка расположены заросли можжевельника						
	Pinaceae						
	Larix gmelinii ssp. *cajanderi* (подрост)	*Larix*	25.6	30	*Ericaceae* *Artemisia*	1.6 0.8	2 1
	Betulaceae						
	Alnus fruticosa — sol	*Alnus fruticosa*	33.8	39	*Lycopodium alpinum*	0.8	1
	Cupressaceae						
	Juniperus sibirica — rar	*Juniperus*	0.8	1	*Pinus pumila*	3.4	4
	Rosaceae						
	Rosa acicularis, *Spiraea media* — cop$_1$	*Rosaceae*	2.5	3	*Betula nana* ssp. *exilis*	7.6	9
	Poaceae						
	Festuca ovina, *Poa glauca*	*Poaceae*	11.9	14			

Продолжение

№ пробы	Место отбора пробы, характер растительности	Семейства и роды, представленные в поверхностных спектрах	Число зерен пыльцы или спор		Пыльца таксонов, не представленных в растительности	Число зерен пыльцы или спор	
			%	шт.		%	шт.
	Cyperaceae						
	Carex pediformis (вег.) — cop$_1$	*Cyperaceae*	4.2	5			
	Ranunculaceae						
	Pulsatilla nuttalliana ssp. *multifida* — sp *Anemone sylvestris* — sp	*Ranunculaceae*	1.7	2			
	Onagraceae						
	Chamerion angustifolium	*Onagraceae*	2.5	3			
	Saxifragaceae						
	Saxifraga spinulosa	*Saxifragaceae*	2.5	3			
	Fabaceae						
	Astragalus fruticosus — rar, *Hedysarum hedysaroides*						
	Lamiaceae						
	Thymus serpyllum — cop$_1$						
		Всего зерен . .	85.5	100		14.2	17
3	Молодой лиственничник брусничный на гряде над южным склоном. Древостой разрежен, покрытие кустарничково-моховой растительности 100%						
	Pinaceae						
	Larix gmelinii ssp. *cajanderi* — cop$_{1-2}$	*Larix*	42.5	20	*Alnus*	4.2	2
	Salicaceae						
	Salix glauca, *S. xerophyla*, *S. schwerinii*	*Salix glauca*	14.9	7	*Caryophyllaceae*	2.1	1
					Campanulaceae	2.1	1
	Ericales						
	Arctous erythrocarpa, *Vaccinium vitis-idaea*, *Empetrum nigrum*, *Pyrola incarnata*	*Ericaceae*	12.7	6	*Betula nana* ssp. *exilis*	14.7	7
	Poaceae						
	Festuca ovina	*Poaceae*	4.2	2			
	Polemoniaceae						
	Polemonium boreale	*Polemoniaceae*	2.1	1			
	Equisetaceae						
	Equisetum scirpoides						
	Pinaceae						
	Pinus pumila						
	Fabaceae						
	Astragalus alpinus						
		Всего зерен . .	76.4	36		22.9	11

Продолжение

№ пробы	Место отбора пробы, характер растительности	Семейства и роды, представленные в поверхностных спектрах	Число зерен пыльцы или спор		Пыльца таксонов, не представленных в растительности	Число зерен пыльцы или спор	
			%	шт.		%	шт.
4	Злаково-разнотравный степоид в верхней части склона гряды с покрытием 60%, на участке имеются камни, щебенка и мелкие выходы коренных пород. Облик участка куртинный						
	Saxifragaceae						
	Saxifraga bronchialis ssp. *spinulosa* — sp	*Saxifragaceae*	0.7	1	*Larix* *Pinus pumila*	5.7 6.9	7 9
	Ranunculaceae						
	Pulsatilla nuttalliana ssp. *multifida* — sp	*Ranunculaceae*	0.7	1	*Alnus* *Ericales*	3.0 0.7	4 1
	Campanulaceae						
	Campanula rotundifolia ssp. *langsdorffiana* — sp	*Campanulaceae*	0.7	1	*Onagraceae* *Polygonaceae*	0.7 0.7	1 1
	Lamiaceae						
	Thymus serpyllum s. l. — cop$_1$	*Lamiaceae*	2.3	3	*Sphagnum* *Polypodium*	6.9 3.0	9 4
	Scrophulariaceae						
	Veronica incana — sp	*Scrophulariaceae*	0.7	1	*Lycopodium alpinum*	2.3	3
	Poaceae						
	Elymus confusus — cop$_1$ — cop$_2$	*Poaceae*	3.8	5			
	Selaginellaceae						
	Selaginella sibirica — cop$_1$— cop$_2$	*Selaginella sibirica*	60.9	79			
	Polemoniaceae						
	Phlox sibirica — rar						
		Всего зерен . .	69.8	91		30.5	39
5	Степоид в верхней части южного склона 15—20° на высоте 8 м над его подножьем, с покрытием 50%; это — место старой гари; ниже расположен лиственничник						
	Ranunculaceae						
	Pulsatilla nuttalliana ssp. *multifida* — sp	*Ranunculaceae*	0.9	1	*Larix* *Pinus* *Poaceae*	1.8 0.9 1.8	2 1 2
	Campanulaceae						
	Campanula rotundifolia ssp. *langsdorffiana*	*Campanulaceae*	0.9	1	*Liliaceae* *Polypodium*	0.9 0.9	1 1
	Cyperaceae						
	Carex pediformis — cop$_3$—soc	*Cyperaceae*	1.8	2			
	Saxifragaceae						
	Saxifraga bronchialis ssp. *spinulosa*	*Saxifragaceae*	0.9	1			
	Rosaceae						
	Rubus sachalinensis, *Spiraea media*	*Rosaceae*	5.5	6			

Продолжени

№ пробы	Место отбора пробы, характер растительности	Семейства и роды, представленные в поверхностных спектрах	Число зерен пыльцы или спор		Пыльца таксонов, не представленных в растительности	Число зерен пыльцы или спор	
			%	шт.		%	шт.
	Caryophyllaceae						
	Arenaria tschuktschorum	*Caryophyllaceae*	0.9	1			
	Selaginellaceae						
	Selaginella sibirica — sp	*Selaginella sibirica*	81.4	88			
	Polemoniaceae						
	Phlox sibirica						
	Lamiaceae						
	Thymus serpyllum s. l. *Dracocephalum palmatum*						
		Всего зерен . .	93.3	100		6.3	7
6	Степной участок в средней части высокого южного склона 30°; покрытие растительности 90%						
	Campanulaceae						
	Campanula rotundifolia ssp. *langsdorffiana* — rar	*Campanulaceae*	2.0	2	*Selaginella* *Pinus pumila*	7.0 13.2	7 13
	Rosaceae						
	Spiraea media — sp, *Rubus sachalinensis* — sp	*Rosaceae*	2.0	2	*Alnus* *Lycopodium* *Larix*	10.2 2.0 2.0	10 2 2
	Lamiaceae						
	Dracocephalum palmatum — sp	*Lamiaceae*	1.0	1	*Betula* *Polemonium*	3.0 3.0	3 3
	Brassicaceae						
	Draba cinirea	*Brassicaceae*	1.0	1			
	Onagraceae						
	Chamerion angustifolium	*Onagraceae*	2.0	2			
	Saxifragaceae						
	Saxifraga bronchialis ssp. *spinulosa*	*Saxifragaceae*	7.1	7			
	Poaceae						
	Calamagrostis purpurascens	*Poaceae*	9.1	9			
	Selaginellaceae						
	Selaginella sibirica	*Selaginella sibirica*	35.7	35			
	Cyperaceae						
	Carex pediformis — cop$_2$						
	Rubiaceae						
	Galium boreale						
		Всего зерен . .	59.9	59		40.4	40
7	Ивовый лес (высота 7 м) разнотравно-злаково-хвощовый на низкой надпойменной террасе. Сомкнутость крон 1						
	Salicaceae						
	Salix boganidensis — soc	*Salicaceae*	59.2	96	*Larix*	3.0	3

№ пробы	Место отбора пробы, характер растительности	Семейства и роды, представленные в поверхностных спектрах	Число зерен пыльцы или спор		Пыльца таксонов, не представленных в растительности	Число зерен пыльцы или спор	
			%	шт.		%	шт.
	Poaceae						
	Calamagrostis langsdorffii — cop₁—cop₂, *Poa pratensis*	*Poaceae*	22.0	22	*Pinus pumila* *Betula nana* ssp. *exilis*	4.3 1.8	4 3
	Polemoniaceae						
	Polemonium acutiflorum	*Polemoniaceae*	2.4	4	*Alnus*	1.8	3
	Asteraceae						
	Lactuca sibirica, *Tanacetum boreale*	*Asteraceae*	3.6	6			
	Equisetaceae						
	Equisetum arvense — cop₃—soc	*Equisetum*	1.2	1			
	Caryophyllaceae						
	Merckia physoides						
		Всего зерен . .	88.4	129		10.9	13
8	Луг на пологом склоне к протоке — два фитоценоза, разнотравно-злаковый и полынный						
	Salicaceae						
	Salix boganidensis — rar	*Salix*	0.8	1	*Betula* *Larix*	15.6 15.6	18 18
	Poaceae						
	Bromopsis pumpelliana, *Elymus macrourus*, *Poa pratensis*	*Poaceae*	22.7	25	*Pinus* *Alnus* *Cyperaceae*	13.1 97.2 0.8	16 9 1
	Fabaceae						
	Vicia macrantha, *Astragalus alpinus*	*Fabaceae*	0.8	1	*Sphagnum* *Selaginella helvetica*	6.4 0.8	8 1
	Rubiaceae						
	Galium boreale, *G. verum*	*Rubiaceae*	0.8	1	*Ericales*	3.2	4
	Asteraceae						
	Tanacetum boreale, *Aster sibiricus*	*Asteraceae*	1.6	2			
	Artemisia kruhsiana, *A. dracunculus*	*Artemisia*	8.6	10			
	Onagraceae						
	Chamerion latifolium						
		Всего зерен . .	35.3	40		64.7	75
9	Обнажение торфа, покрытое корочкой сухого ила без растительности, на обрывистом склоне надпойменной террасы 2 м выс., в паводок подмываемом рекой	*Larix*	0.7	1			
		Picea	2.1	3			
		Pinus pumila	0.7	7			
		P. sibirica	1.4	2			
		Betula nana ssp. *exilis*	29.6	38			
		Alnus	10.9	14			
		Poaceae	4.9	7			
		Cyperaceae	1.4	2			
		Onagraceae	0.7	1			
		Artemisia	2.1	3			
		Ericales	4.9	7			
		Rosaceae	1.4	2			
		Potamogetonaceae	0.7	1			
		Alismataceae	0.7	1			

Продолжение

№ пробы	Место отбора пробы, характер растительности	Семейства и роды, представленные в поверхностных спектрах	Число зерен пыльцы или спор		Пыльца таксонов, не представленных в растительности	Число зерен пыльцы или спор	
			%	шт.		%	шт.
		Lycopodium alpinum	0.7	1			
		L. clavatum	0.7	1			
		L. pungens	1.4	2			
		Botrychium boreale	2.8	4			
		Sphagnum	6.3	9			
		Bryales	13.3	17			
		Betula (древ.)	2.8	4			
		Ulmus	0.7	1			
		Всего зерен . .	100	128			
10	Галечник речного пляжа, лишенный растений, в 10 м от ближайших кустов ив				*Larix*	8.1	9
					Pinus pumila	20.4	22
					Salix	2.7	3
					Betula nana ssp. *exilis*	26.8	29
					Alnus	8.1	9
					Poaceae	11.1	12
					Artemisia	1.8	2
					Cyperaceae	2.7	3
					Ericales	1.8	2
					Valerianaceae	10.1	11
					Sphagnum	1.8	2
					Lycopodium alpinum	3.6	4
		Всего зерен . .				100	108
11	Песчано-галечные наносы по внешнему краю галечника перед полосой редких кустарников ив. Растительность сильно разрежена						
	Salicaceae						
	Salix boganidensis — rar	*Salix*	1.7	2	*Betula nana* ssp. *exilis*	5.2	6
	Poaceae						
	Elymus macrourus, *Poa pratensis*, *Bromopsis pumpelliana*	*Poaceae*	13.0	15	*Pinus pumila*	15.6	18
	Fabaceae						
	Vicia macrantha	*Fabaceae*	21.7	25	*Larix*	1.7	2
					Alnus	6.0	7
	Polygonaceae						
	Polygonum aviculare, *Rumex sibiricus*	*Polygonaceae*	11.2	13			
	Asteraceae						
	Artemisia kruhsiana, *A. dracunculus*	*Asteraceae*	9.5	11			
	Brassicaceae						
	Descurainia sophioides	*Brassicaceae*	1.7	2			
		Polypodiaceae	12.1	14			
		Всего зерен . .	71.5	82		28.5	33

ным в растительности в месте взятия пробы. Обнаружено даже 4 зерна пыльцы *Polypodium*, отсутствующего во флоре района и всего бассейна Колымы.

Проба № 5 взята на поверхности грунта в типичном степоиде, в котором плаунок сибирский был представлен в обилии sp. Однако его споры преобладали в пробе, тогда как расположенный ниже лиственничник отмечен лишь 2 зернами пыльцы. Возможно, что споры плаунка сибирского прорастают медленно и накапливаются из года в год. Следует заметить, что растительность на данном участке, так же как и на участке с пробой № 4, не является настоящей степной. Внешним обликом она более напоминает рудеральную растительность. Хотя данный степоид находится в условиях, аналогичных предыдущим, заносной пыльцы в нем значительно меньше, но среди последней снова обнаружен *Polypodium*. В спектре не представлена пыльца наиболее интересных степных растений *Phlox sibirica*, *Thymus serpyllum*, *Dracocephalum palmatum*.

В пробе № 6 отсутствовала пыльца фонового растения *Carex pediformis*, а споры плаунка представляют два вида (один, очевидно, ископаемый, поскольку в современной флоре имеется лишь один вид). В этой пробе содержалось много заносной пыльцы древесных и кустарниковых растений (лиственницы, ольхи, кедрового стланика), произрастающих на смежных участках. В целом заносная пыльца в этом спектре составляет 40%.

Проба № 7 очень хорошо отражает растительность, если не считать занос пыльцы лиственницы, кедрового стланика и березы тощей. Эта пыльца, очевидно, заносится во время разливов реки.

Проба № 8 взята на лугу по соседству с ивовым лесом. Исходя из состава пыльцы из этой пробы, трудно получить впечатление о луговой растительности. Скорее можно сказать, что этот спектр отражает приречный лес с преобладанием древесной березы с кедровым стлаником в подлеске. Подобные леса действительно существуют в данном районе на надпойменных террасах. В них встречаются и лиственница, и ольха, и вересковые, но не отмечены сфагны, а *Selaginella helvetica* вообще отсутствует во флоре, и если определение правильно, то единственная спора этого вида является переотложенной. В половодье протока обводнена, поэтому возможности для заноса и выноса пыльцы и спор с поверхности луга здесь неограниченные. Обращает на себя внимание отсутствие пыльцы бобовых, хотя *Vicia macrantha* была представлена на этом участке не меньше, чем на участке, где была взята проба № 11.

Проба № 9 взята на подмываемых в паводок обнажениях торфа на высоте 1.5 м от бичевника. Вполне вероятно, что она содержит пыльцу и споры периода существования торфяника в некотором удалении от реки (когда торфяник еще нарастал и река его не подмывала). Эти пыльца и споры могли сохраниться в плотном торфе у самой его поверхности. По-видимому, споры сфагнов и зеленых мхов в спектре, а также пыльца березы тощей отражают именно этап развития торфяника. Однако бо́льшая часть пыльцы этой пробы является заносной. Характерно отсутствие пыльцы ивы, хотя по бровке террасы, прямо над местом взятия пробы, тянется бордюр из ивняка. Часть пыльцы является переотложенной — например *Ulmus*, *Botrychium*, *Alismataceae*, *Picea* — эти таксоны отсутствуют в современной флоре района. Относительно времени их существования в данном районе ничего нельзя сказать определенно, так как ясно, что пыльца могла быть вымыта где-то выше по течению и затем осадилась в данном месте. Проба № 9 является хорошим примером комбинированного спорово-пыльцевого спектра, т. е. такого, в котором сосредоточены пыльца и споры разного происхождения и разного времени.

Проба № 10 приходится на участок, подвергаемый интенсивной паводковой деятельности реки, на большом протяжении которого нет ни одного растения. Однако, глядя на спорово-пыльцевой спектр, нетрудно сделать заключение, что он отражает ассоциацию Pinus pumila+Betula nana ssp. exilis, тем более что такая ассоциация существует в растительном покрове района. Она приурочена к подножьям склонов гор и занимает большие площади. В этой ассоциации встречаются лиственница, ольха и ива. Можно сказать, что спектр пробы № 10 по соотношению пыльцы весьма точно отражает отношение обилий соответствующих таксонов. Однако местоположение этой ассоциации совсем другое. Создается впечатление, что вся пыльца спектра упомянутой ассоциации была вынесена рекой из предгорий, расположенных на расстоянии 25—30 км от района взятия проб. Если бы этот спектр был получен из стратиграфического разреза, то, вероятно, не возникло бы ни малейшего сомнения в том, что в данном месте была ассоциация Pinus pumila+Betula nana ssp. exilis. В действительности же здесь существует голый галечник, спектр которого отражает один из типов растительности, экотопологически связанный с горами, поэтому совершенно необоснованно считать, что спектр пробы № 10 отражает зональную растительность — он отражает только один из вариантов зональной растительности.

Проба № 11 взята с края того же галечного кряжа, что и проба № 10. Здесь опять велико количество заносной пыльцы, среди которой выделяются кедровый стланик, ольха и береза тощая, но уже в меньшем количестве, чем на голом галечнике ближе к реке. Кроме того, в этой пробе сравнительно много заносных спор *Polypodiaceae*, также, вероятно, из предгорий или гор. Если сопоставить обилие пыльцы в пробе и обилие растений, то нужно отметить, что относительная роль пыльцы *Vicia macrantha* (единственное бобовое растение) существенно завышена по сравнению с содержанием полыней, поскольку растений полыни на участке по крайней мере в 2 раза больше, чем горошка.

В заключение отметим, что полученные данные показывают довольно слабое соответствие поверхностных спорово-пыльцевых спектров и растительности в месте отбора проб, хотя почти все пробы содержат пыльцу основных древесных доминантов района. Соотношения их пыльцы могут быть различными, и правомерно сделать вывод, что спектры не отражают типа растительного покрова, но дают представление об его эдификаторах. Впрочем, как показывают данные Куприяновой (1951), даже такое представление может быть обманчивым, т. е. интерпретация поверхностных спектров может совершенно не соответствовать современной растительности. Однако эти соотношения мы можем проверить, тогда как степень соответствия растительности спектрам в разрезах проверить нельзя; ее нужно принимать на веру. Экологическую несогласованность набора растений, следующую из полученных спектров, палинологи нередко объясняют отсутствием подобной растительности в настоящее время (Томская, 1978). Однако эта несогласованность обнаруживается и в современных поверхностных спектрах и обусловлена она, конечно, заносом пыльцы, особенно водным. Вместе с тем нельзя не отметить, что воздушный перенос пыльцы действительно происходит на дальние расстояния редко, несмотря на кажущуюся очевидность этого явления. В. Стир (1969), специально исследовавший данный вопрос на спорах мхов, давно уже высказал эту мысль. Часто пыльца даже ветроопыляемых растений не обнаруживается уже на соседнем участке. Так, в пробе № 11 очень мало пыльцы ивовых, хотя участок, где взята эта проба, находился рядом с ивовым лесом, в пробе из которого (№ 7) пыльцы ивы очень много.

Исследования Farley-Gill (1980) показали, что сравнение полученных им спектров из района залива Джемса с данными по другим районам низменности Гудзонова залива свидетельствуют об общих тенденциях в отражении пыльцевым дождем современной растительности. Во всем районе отмечены дальний перенос пыльцы и сходные количественные отношения «преувеличенной» и «недостаточной» представленности некоторых таксонов; так роль *Picea* несколько меньше в спектрах по сравнению с ее ролью в растительности, а *Larix* значительно меньше; наоборот, пыльца *Pinus* и *Betula* представлена больше нормы; количество спор *Sphagnum* очень варьирует от места к месту.

Мы лишены пока возможности сопоставить свои данные с данными по другим районам Колымы из-за отсутствия таковых и можем лишь отметить, что в лесотундровой зоне, где проводил исследования Farley-Gill (1980), вероятно, существуют некоторые отличия в общем характере формирования поверхностных спорово-пыльцевых спектров по сравнению с глубинными районами северной тайги, один из которых был исследован нами. Следует отметить, что в наших пробах обращает на себя внимание ничтожное содержание пыльцы насекомоопыляемых растений (*Lamiaceae*, *Scrophulariaceae*, отчасти *Fabaceae* — факультативно аутогамное). Объясняется это малой продуктивностью пыльцы у насекомоопыляемых растений и не столь свободным ее рассеиванием, как у ветроопыляемых растений (Faegri, Pijl, 1966). Это с несомненностью проявляется и в спектрах из отложений, т. е. в них содержится недостаточная информация о насекомоопыляемых растениях. По-видимому, их пыльца к тому же плохо сохраняется, так как в любом случае ее следовало бы ожидать на поверхности участков, где в изобилии растут *Veronica incana* и *Dracocephalum palmatum*.

Наши данные свидетельствуют также о ненадежности интерпретации растительности прошлых эпох по спорово-пыльцевым спектрам из надпойменных террас или других аккумулятивных абиогенных образований на суше. Следует отметить высокую скорость вреза русел рек на азиатском северо-востоке, что приводит к быстрому образованию меандр, а затем стариц. Реки постоянно меняют положение русла и углубляют его, так что недавние галечники и прочие бичевники становятся надпойменными террасами. Реконструкция растительности прошлых эпох по спорово-пыльцевым спектрам из первой надпойменной террасы часто основана на априорном допущении о верхнеплейстоценовом возрасте этой террасы. В действительности же первые надпойменные террасы имеют различный возраст. Некоторые из них не старше 2—3 столетий. Как было показано выше, поверхностные спектры галечниково-песчаных наносов совсем не соответствуют современной растительности на этих наносах, хотя они отражают растительность верховьев реки. Когда эти наносы будут погребены и станут одним из горизонтов надпойменной террасы, они окажутся содержащими ложную информацию о покрывающей их растительности.

Важнейшей задачей палинологии является накопление данных о корреляции современной растительности и поверхностных спектров, которые она формирует, в разных условиях, поскольку в получаемых результатах отсутствует однозначие (Webb et al., 1979), т. е. одной и той же растительности в ряде случаев соответствуют различные поверхностные спектры.

ЛИТЕРАТУРА

Борисова З. К. (1978). Спорово-пыльцевые спектры современных отложений бассейна реки Пенжина (Северное Приохотье). В кн.: Палинологические исследования на Северо-Востоке СССР. Материалы 1-го Межвед. семинара по палинол. исслед. на Дальн. Вост. Владивосток. — Грант В. (1980). Эволюция организмов. М., Мир. — Гричук В. П., Заклинская Е. Д. (1948). Анализ ископаемых пыльцы и спор и его применение в палеогеографии. М., Наука. — Кожевников Ю. П. (1981). Эколого-флористические исследования на р. р. Индигирке, Колыме и на северо-западе плато Путорана. Деп. ВИНИТИ. — Куприянова Л. А. (1951). Исследование пыльцы и спор с поверхности почвы из высокоширотных районов Арктики. Бот. ж., 36, 3. — Мальгина Е. А. (1950). Опыт сопоставления распространения пыльцы некоторых древесных пород с их ареалами в пределах европейской части СССР. Тр. Инст. геогр. АН СССР, 46, 3. — Никифорова Л. Д. (1978). Субрецентные спорово-пыльцевые спектры средней тайги Северо-Востока европейской части СССР. Бот. ж., 63, 12. — Семериков Л. Ф., Глотов Н. В. (1971). Оценка изоляции в популяциях скального дуба (*Quercus petraea* Liebl.). Генетика, 7, 2. — Стир В. (1969). Влияние четвертичного периода на формирование флоры мхов. В кн.: Четвертичный период в США, 2. М., Мир. — Томская А. И. (1978). К интерпретации тундро-степных спорово-пыльцевых спектров. В кн.: Палинологические исследования на Северо-Востоке СССР. Материалы 1-го Межвед. семинара по палинол. исслед. на Дальн. Вост. Владивосток. — Федорова Р. В. (1959). Распространение пыльцы березы воздушным путем. Тр. Инст. геогр. АН СССР, 21. — Birks H. J. B. (1980). Modern pollen assemblages and vegetational history of the moraines of the Klutlan Glacier and its surroundings, Yukon Territory, Canada. Quaternary Research, 14. — Böcher T. W. (1954). Oceanic and continental vegetational complexes in southwest Greenland. København. — Colinvaux P. A. (1967). A long pollen record from St. Lawrence island, Bering Sea (Alaska). Palaeography, palaeoclimatology, palaeoecology, 3. — Faegri K. L., von der Pijl. (1966). The principles of pallination ecology. Pergamon. — Farley-Gill L. D. (1980). Contemporary pollen spectra in the James Bay Lowland, Canada, and comparison with other forest-tundra assemblages. Geogr. Phys. Quatern., 34, 3. — Huttunen P. (1980). Early land use, especially the slashland — burn cultivation in the commune Lammi, southern Finland, interpreted mainly using pollen and charcoal analyses. Acta Bot. Fenn., 113. — Pennington W. (1980). Modern pollen samples from West Greenland and the interpretation of pollen data from British late glacial (late Devensian). New Phytol., 94, 1. — Webb I., Lasecki R. A., Bernabo J. C. (1979). Sensing vegetation patterns with pollen data: choosing the data. Ecology, 59, 6.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 26 VI 1980.

УДК 581.9 : 551.312.2

В. А. Смагин

ДИНАМИКА ЗАРАСТАНИЯ ТОРФЯНЫХ КАРЬЕРОВ (НА ПРИМЕРЕ ВЫРАБОТАННЫХ ТОРФЯНИКОВ ЛЕНИНГРАДСКОЙ ОБЛАСТИ)

V. A. SMAGIN. THE DYNAMICS OF OVERGROWTH IN THE PEAT DIGGING AREAS (AS EXEMPLIFIED BY THE FORMER PEAT WORKINGS OF THE LENINGRAD DISTRICT)

Рассматривается процесс зарастания торфяных карьеров на бывшем мезотрофном Борисовском болоте. Через 40 лет после окончания торфоразработок значительная часть площади карьеров покрылась растительностью. Имеется отчетливая тенденция к формированию растительности мезотрофного болота, т. е. к восстановлению нарушенной растительности. Из-за нарушения растительного покрова и появления свободного субстрата здесь поселились виды растений, редкие как для данного региона, так и для всей территории СССР (*Rhynchospora fusca*, *Drosera intermedia*, *Lycopodiella inundata*).

В результате добычи торфа площадь выработанных торфяников в СССР (по данным на 1 I 1971) достигла 500 тыс. га, причем менее половины ее (45%) составляют «фрезерные» поля, остальную площадь — карьеры (Ямпольский, 1979). Выработанные карьерным способом торфяники представляют собой особый тип ландшафта и обладают рядом свойств, не характерных для естественных болот. Сочетание на них облесенных сухих и безлесных участков — бровок и увлажненных карьеров — обусловливает разнообразие растительного покрова.

Объектом наших исследований были карьеры, образовавшиеся после добычи торфа способом «малый гидроторф». Местность, подвергнутая этому способу выработки, имеет вид сетки и состоит из карьеров прямоугольной формы разного размера (от 5×50 до 100×200 м) и узких сухих бровок между ними (шириной 1.5—2 и высотой 0.3—2 м).

Изучение процессов зарастания карьеров необходимо, так как пока еще неясны пути их рекультивации и неизвестна скорость естественного возобновления. Такие территории геоботанически исследованы мало. Зарастание торфяных карьеров, образованных на месте низинных и переходных болот вблизи Варшавы, описано Z. Podbielkowski (1960, 1967). Он выделил ряд стадий развития растительности: начальную — стадия сообществ водной растительности, конечную — стадия кустарниковой растительности или черноольшатников на месте низинных болот, или стадия растительности верхового болота или соснового и березового леса на месте переходных болот, и промежуточные стадии между ними. Л. И. Абрамова (1967, 1969) исследовала зарастание торфяных карьеров в юго-восточной части Московской обл. Начальной стадией развития растительности здесь также является водная растительность, представленная *Hydrocharis morsus-ranae*, *Lemna minor*, *L. trisulca*, и гидрофильно-травяная — заросли *Phragmites australis*, *Typha latifolia*. Завершающая стадия — это осоково-сфагновые, пушицево-сфагновые и березово-ивово-разнотравные сообщества. Вышеуказанные авторы проследили зависимость состава различных растительных сообществ от глубины воды и от содержания минеральных веществ в воде, дали классификацию сообществ.

Целью данной работы являлось изучение процесса восстановления болотной растительности на месте разработанного Борисовского болота, установление последовательности стадий восстановительных сукцессий, выявление связи между торфяными залежами и сукцессиями, происходящими на залежах. Для выявления последовательности сукцессий было заложено три профиля, пересекающих болото в различных его частях. На всех карьерах и бровках между ними, через которые проходили профили, производили описания, а на карьерах они сопровождались еще и зондированием торфяной залежи. На наиболее типичных или чем-либо интересных участках сделаны торфяные скважины, взяты образцы торфа, по которым впоследствии были установлены их виды. Всего определено 172 образца торфа из 64 скважин и сделано 334 геоботанических описания.

Борисовское болото (1714 га) находится в 30 км к северо-востоку от Ленинграда, в 10 км от юго-западного берега Ладожского озера (южная часть подзоны средней тайги). До торфоразработок оно представляло собой переходное тростниково-осоково-сфагновое и осоково-шейхцериевое болото со средней глубиной торфа 1.8, в отдельных местах — до 5 м. Торфоразработки проводились в течение 20 лет (1919—1939).

Растительность, покрывающая сейчас территорию бывшего Борисовского болота, отличается пестротой и неустойчивостью, что свойственно пионерной растительности. На ней можно проследить различные пространственные динамические ряды растительности, большинство из которых несомненно временные.

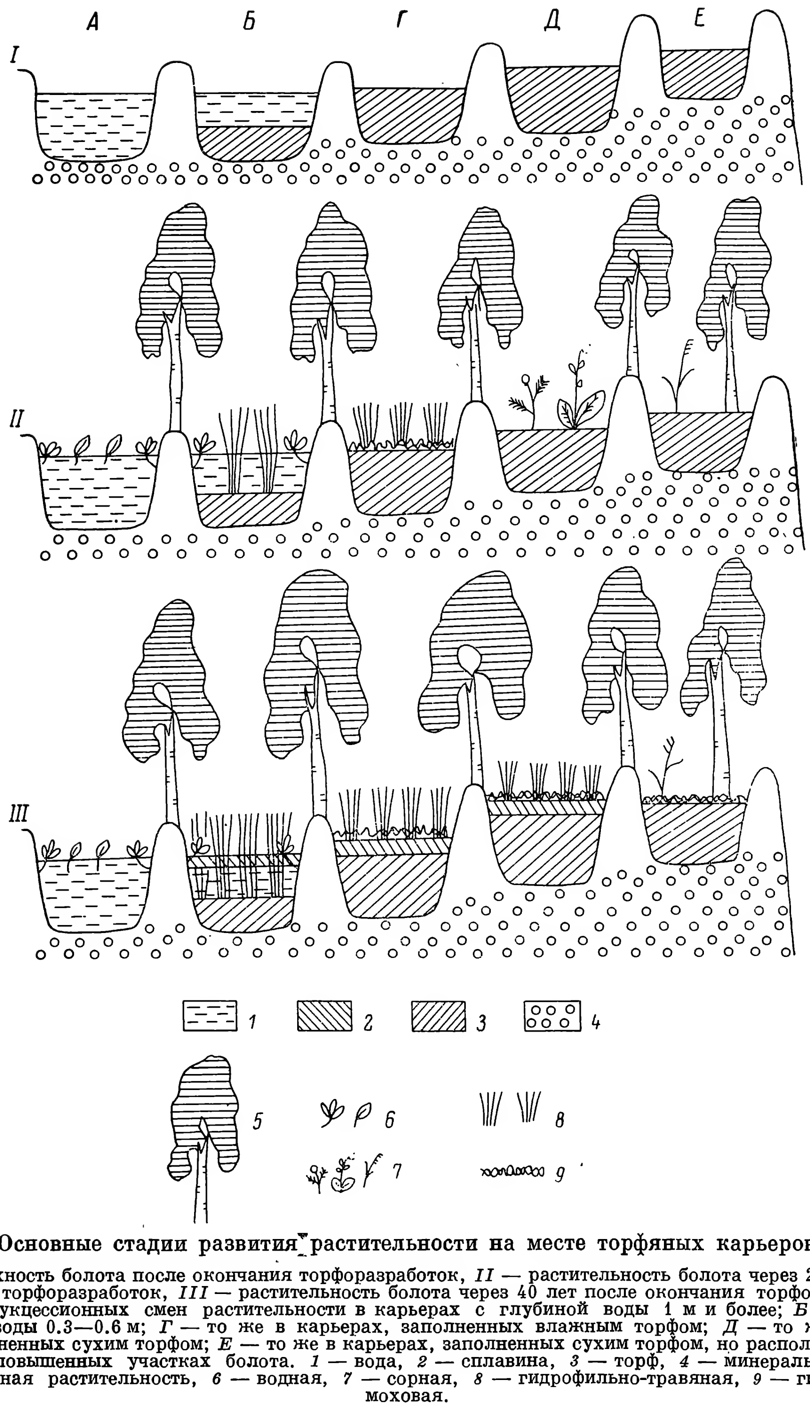
Главными факторами, влияющими здесь на распределение различных растительных сообществ, являются: 1) обводненность и рельеф дна (факторы, неразрывно связанные); 2) мощность оставшейся торфяной залежи; 3) вид оставшейся залежи и набор растительных остатков в ней.

После окончания торфоразработок карьеры находились на различных гипсометрических уровнях как из-за рельефа дна болота, так и из-за мощности оставшегося слоя торфа. В карьерах наиболее пониженных участков и залитых водой сразу же появляются водные растения. В наиболее глубоких карьерах со слоем воды более 1 м и при отсутствии придонного торфа или при его недостаточной выраженности (25 см) дальнейшее развитие растительности происходит крайне медленно. В настоящее время, т. е. через 40 лет после окончания торфоразработок, характер растительности здесь не изменился, она по-прежнему представлена редкими экземплярами *Lemna minor*, *Hydrocharis morsus-ranae*, *Sparganium minimum*, *Potamogeton natans* (см. рисунок, *А*, *I—III*). В карьерах того же типа, но с более выраженным придонным слоем торфа (25—50 см) и с водой, обильно насыщенной взвешенным торфом, были отмечены те же виды, но они уже образуют довольно сомкнутые сообщества (см. рисунок, *А*, *I—III*).

В карьерах с меньшей глубиной воды (40—70 см) развитие растительности в начальной фазе такое же, как и в вышерассмотренных карьерах, т. е. сначала появляются отдельные экземпляры водных растений, а затем, разрастаясь, они образуют достаточно сомкнутые сообщества, включающие небольшое число видов, а иногда и многовидовые. Но затем здесь появляются гидрофильно-травяные растения: виды рода *Carex* (главным образом *C. rostrata*), *Phragmites australis*, *Typha latifolia*, *Equisetum fluviatile*, *Comarum palustre*, *Calla palustris*. Они поселяются в основном вдоль бровок, где в результате осыпей образуются отмели. В настоящее время эти карьеры заняты растительностью двух типов — водная — в центре, представленная ассоциациями: Lemna minor, Potamogeton natans, Hydrocharis morsus-ranae+Sparganium minimum, а по краям — гидрофильно-травяная, представленная ассоциациями: Carex rostrata — Lemna minor, Phragmites australis — Lemna minor, Comarum palustre — Lemna minor (см. рисунок, *Б*, *I*, *II*).

Карьеры с глубиной воды менее 30 см сразу же покрывались гидрофильно-травяной растительностью. Осоки, тростник, сабельник своими корнями и корневищами создают здесь надиловую сплавину (Богдановская-Гиенэф, 1949). Она появляется сначала вдоль берегов, где растительность обильнее, и, постепенно надвигаясь, затягивает весь карьер. На ней развиваются гидрофильно-моховые сообщества, главными эдификаторами которых являются *Sphagnum squarrosum* и *S. riparium*. В травяном ярусе доминируют *Carex rostrata*, *C. lasiocarpa*, *Eriophorum polystachion*, *Equisetum fluviatile*, *Comarum palustre*, *Calla palustris* (см. рисунок, *Б*, *III*).

Сейчас эти карьеры или полностью затянуты сплавиной со сфагновым покровом или в них развиваются сообщества двух типов — гидрофильно-моховые на сформировавшейся сплавине, покрывающей бо́льшую их часть, и гидрофильно-травяные — в центральной части. Толщина сплавины здесь 20—25, но иногда у берегов она достигает 40 см. Характер современной растительности в основном соответствует характеру растительных остатков в торфе (см. рисунок, *Б*, *III*).



Основные стадии развития растительности на месте торфяных карьеров.

I — поверхность болота после окончания торфоразработок, *II* — растительность болота через 20 лет после окончания торфоразработок, *III* — растительность болота через 40 лет после окончания торфоразработок. *А* — ряд сукцессионных смен растительности в карьерах с глубиной воды 1 м и более; *Б* — то же, с глубиной воды 0.3—0.6 м; *Г* — то же в карьерах, заполненных влажным торфом; *Д* — то же в карьерах, заполненных сухим торфом; *Е* — то же в карьерах, заполненных сухим торфом, но расположенных на наиболее повышенных участках болота. *1* — вода, *2* — сплавина, *3* — торф, *4* — минеральный грунт, *5* — древесная растительность, *6* — водная, *7* — сорная, *8* — гидрофильно-травяная, *9* — гидрофильно-моховая.

Карьеры, не залитые водой, но в которых имеется слой оставшегося влажного торфа, сразу покрываются сфагновым ковром. Здесь также эдификаторами чаще всего являются *Sphagnum squarrosum*, *S. riparium*, но часто их заменяют *S. fallax*, *S. papillosum*, *S. girgensohnii*, *S. majus*, *S. balticum*. В травяном ярусе господствуют *Carex rostrata*, *C. lasiocarpa*, *Eriophorum polystachion*. Толщина мохово-травяного очеса около 40 см. Растительность также в основном соответствует набору растительных остатков в торфе (см. рисунок, *Г*, *I—III*).

Карьеры, дно которых выстилают слои сухого торфа, сначала зарастают сорной растительностью, затем здесь формируются лесные сообщества из мелколиственных пород, главным образом *Betula pubescens*. Некоторые из таких карьеров и в настоящий момент покрыты березняками с разреженным травяно-кустарниковым ярусом из лесных видов и сорняков; в других же образовался моховый ярус, который стал соэдификаторным, а местами и эдификаторным. Моховый ярус образуется в результате нарастания в вертикальном и в горизонтальном направлениях сфагновой сплавины, возникшей на соседних пониженных участках. Доминантом мохового яруса здесь выступает чаще всего *Sphagnum fimbriatum*. Толщина очеса очень незначительная — 10—15 см. Состав современной растительности не соответствует набору растительных остатков в торфе (см. рисунок, *Д*, *Е*, *I—III*).

В приведенной ниже таблице даны временны́е динамико-восстановительные ряды растительности, формирующейся на месте Борисовского болота.

Основные направления развития растительности на месте торфяных карьеров

Открытая вода			Влажный торф	Сухой торф	
А	*Б*	*В*	*Г*	*Д*	*Е*
Hydrocharis morsus-ranae+Sparganium minimum Lemna minor				Сорная растительность Betula pubescens	
	Carex rostrata—Lemna minor Comarum palustre+Calla palustris—Lemna minor Carex rostrata Phragmites australis—Lemna minor			Betula pubescens—Sphagnum fimbriatum B. pubescens—S. magellanicum B. pubescens—S. balticum B. pubescens—S. papillosum B. pubescens—S. majus	
	Carex rostrata—Sphagnum squarrosum C. rostrata—S. riparium C. lasiocarpa—S. riparium C. rostrata—S. girgensohnii C. rostrata—S. majus C. lasiocarpa—S. squarrosum Phragmites australis—S. squarrosum Eriophorum polystachion—S. riparium				

Примечание. *А*, *Б*, *Г—Е* — то же, что на рисунке; *В* — ряд сукцессионных смен растительности в карьерах с глубиной воды менее 0.3 м.

Гидрофильно-моховая растительность, как видно из таблицы, — обязательная стадия для всех восстановительных рядов сообществ. Она практически является растительностью переходного болота, и поэтому, очевидно, что в конце концов на территории бывшего Борисовского болота снова образуется переходное болото. Зная время окончания здесь добычи торфа (документы «Торфяного фонда» и определения по спилам деревьев) и считая, что скорость зарастания не уменьшится (сплавина утолщается в год в среднем на 1 см), можно предположить, что на месте разработанного Борисовского болота вновь возникнет переходное болото приблизительно через 120 лет после окончания добычи торфа.

Для болот побережья Финского залива и Ладожского озера характерны редкие для Северо-Запада виды растений — находящиеся на границах своего ареала и редкие для всей территории СССР. К ним относятся редкие атлантические виды, которые, вероятно, появились здесь в субатлантический период. Они занимали освободившиеся из-под воды территории. Эти виды встречаются исключительно на молодых болотах с маломощной торфяной залежью (до 0.5 м), не достигших олиготрофной стадии, со слабо выраженным сфагновым покровом. Гипоарктические виды, встречающиеся здесь, в отличие от атлантических, которые находятся на восточной и северо-восточной границах ареалов, достигают крайних юго-западных пределов своего распространения. По данным Н. А. Миняева (1969), они проникли на Северо-Запад в субатлантическое время, продвигались с севера по возвышенностям и вдоль побережий Ладожского озера и Балтийского моря. Им свойственна низкая конкурентноспособность, поэтому выработанное болото, где они, очевидно, встречают меньше конкуренции, явилось для них благоприятным местом обитания. На Борисовском болоте отмечены следующие редкие для Северо-Запада атлантические виды: *Rhynchospora fusca* (включена в «Красную книгу СССР», 1978), *Lycopodiella inundata, Drosera intermedia* и гипоарктический вид *Baeothryon cespitosum.* Эти виды являются пионерами зарастания, развиваются на участках открытого торфа, и по мере развития сфагновой сплавины происходит их вытеснение другими видами. Атлантические виды обычно произрастают вместе в одних и тех же сообществах. Борисовское болото — это единственное место на Северо-Западе, где отмечена *Rhynchospora fusca.* Здесь она местами очень обильна и выступает в роли доминанта или содоминанта (наряду с *R. alba*). *Lycopodiella inundata* и *Drosera intermedia* находятся на восточной границе ареала, их крайнее восточное местонахождение — на юго-восточном побережье Ладожского озера. Для *Baeothryon cespitosum* — это одно их пяти местонахождений в Ленинградской обл. (Боч, 1982).

Результат изучения описанного здесь процесса естественного восстановления растительности на болоте, подвергшемся торфоразработке способом «малый гидроторф», имеет важное практическое значение. В отличие от торфяников, разработанных фрезерным способом, которые после проведения на них ряда несложных мелиоративных работ используются в сельском и лесном хозяйствах, территория болота после добычи способом «малый гидроторф» напоминает пчелиные соты и поэтому совершенно непригодна для такого использования. На этих территориях необходимо проведение очень трудоемких мелиоративных работ, требующих значительных финансовых затрат, и из-за этого оказывающихся экономически невыгодными. Поэтому большая часть торфяных карьеров является «бросовыми землями», предоставленными естественной рекультивации.

В настоящее время, т. е. через 40 лет после окончания торфоразработок, территория Борисовского болота представляет собой красивый ландшафт — живописную картину чередующихся карьеров, покрытых водной или болотной растительностью, и бровок, занятых лесной растительностью, главным образом березняками. На карьерах с гидрофильно-моховой растительностью произрастает и местами очень обильно клюква *Oxycoccus palustris*, на бровках обильны березовик обыкновенный *Leccinum scabrum* и другие грибы. На карьерах много птиц, часто встречаются звери: лоси, лисы, зайцы, ондатры и др.

В литературе предлагается три направления использования торфяных карьеров (Ниценко, 1965; Марков, 1967): 1) выращивание водного риса *Zizania aquatica*; 2) выращивание рыбы; 3) организация охотничьих хозяйств. Мы считаем, что территория Борисовского болота должна быть использована в рекреационных целях, в том числе и для охоты. Те карьеры, которые являются местообитанием редких видов растений и тем более редких сообществ, должны подлежать охране.

ЛИТЕРАТУРА

Абрамова Л. И. (1967). Первые стадии зарастания карьеров гидроторфа. Вестн. МГУ, Биология и почвоведение, 1. — Абрамова Л. И. (1969). Формирование растительности на выработанных торфяниках и основные пути их использования. Автореф. канд. дис. М., МГУ. — Богдановская-Гиенэф И. Д. (1949). Образование сплавин. В кн.: Тр. юбил. сессии, посвященной столетию со дня рождения В. В. Докучаева. М.; Л., Изд. АН СССР. — Боч М. С. (1982). Редкие растения болот Северо-Запада и организация их охраны. В кн.: Редкие и реликтовые виды флоры Ленинградской, Псковской, Новгородской областей, подлежащие охране в первую очередь. Л., ЛГУ. — Красная книга СССР. (1978). М., Лесная промышленность. — Марков В. Д. (1967). Использование выработанных торфяных карьеров. В кн.: Природа болот и методы их исследования. Л., Наука. — Миняев Н. А. (1969). Гипоарктические арктобореальные элементы во флоре Северо-Запада европейской части СССР. В кн.: Ареалы растений флоры СССР. Л., ЛГУ. — Ниценко А. А. (1965). Растительность выработанных торфяников как индикатор их сельскохозяйственной оценки. В кн.: Агропочвенные и геоботанические исследования Северо-Запада СССР. Л., ЛГУ. — Ямпольский А. Л. (1979). Экономика комплексного использования торфяных ресурсов СССР. М., Наука. — Podbielkowski Z. (1960). Zarastanie dolow potorbowych. Warszawa. — Podbielkowski Z. (1967). Zarastanie rowow melloracyjnych na toreowiskach okolik Warszawa.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 7 X 1981.

УДК 581.49

В. М. Свешникова

УСТЬИЧНЫЕ ДВИЖЕНИЯ У РАСТЕНИЙ ОСТРОВА ВРАНГЕЛЯ

V. M. SVESHNIKOVA. STOMATAL MOVEMENTS IN THE PLANTS OF THE WRANGEL ISLAND

Впервые в арктической тундре на о-ве Врангеля проведено изучение ритма работы устьиц у 28 видов растений в условиях полярного дня. Продолжительность времени полного раскрытия устьичных щелей у исследованных видов сильно различается. Обнаружены два типа ритмов устьичных движений: стабильный — с устьицами, полностью открытыми, или, напротив, закрытыми бо́льшую часть суток, и подвижный — с четко выраженной работой устьиц, когда устьичные щели начинают открываться у разных видов в срок от 8 до 11—12 и закрываться с 16 до 20—22 ч.

D. Savile (1972) высказывает мнение о том, что адаптация растений к условиям арктической среды из-за крайней суровости климатических условий представляется наиболее сложной по сравнению с приспособлениями к жизни в других зонах на Земле. В Арктике на жизнедеятельность растений наиболее существенное влияние оказывают низкие температуры воздуха и почвы в зимнее и летнее время, краткий вегетационный период с длительным освещением. Savile обращает внимание на то, что сведения о биологии и экологии арктических растений весьма скудны.

Нам представилась возможность провести некоторые эколого-физиологические исследования в условиях высокоарктической тундры (72° с. ш.) на о-ве Врангеля. Нам казалось необходимым обратить внимание на поведение устьичного аппарата арктических растений, с которым тесно связаны процессы фотосинтеза и транспирации. Это представлялось тем более важным, что мы располагаем крайне ограниченными сведениями о ритме работы устьиц у растений высоких широт.

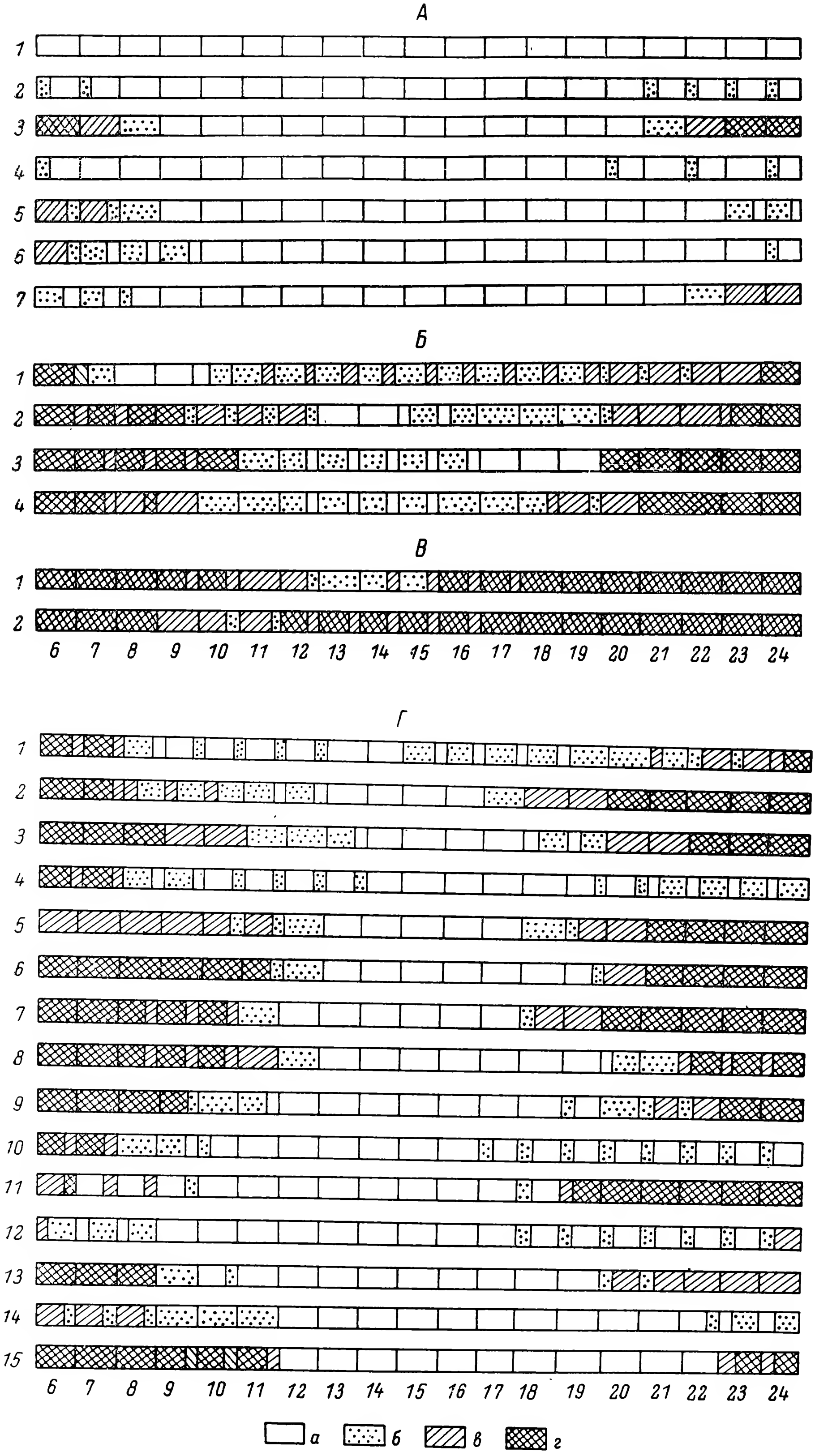
Некоторые наблюдения за поведением устьиц были сделаны в условиях Хибинской лесотундры (67° с. ш.) С. П. Костычевым и др. (1930), позднее там же — Г. И. Поплавской с сотрудниками (1938), в районе Якутска — В. П. Дадыкиным (1952) и на северо-востоке Русской равнины — В. В. Вихиревой-Васильковой и А. Т. Рахманиной (1967). Наблюдения, преимущественно эпизодические, выполнены на малом числе видов — от 2 до 5.

Костычев с соавторами нашли у изученных видов устьица постоянно открытыми; Поплавская с сотрудниками констатировали, что при круглосуточном освещении устьица растений открываются и закрываются в разные часы суток. По данным Вихиревой-Васильковой и Рахманиной, в условиях длительного летнего солнцестояния продолжительность полного зияния устьиц в течение суток у *Betula nana* 8, у *Vaccinium vitis-idae* — 12—15 ч. С сокращением дня и похолоданием к концу вегетации устьичные щели становятся менее открытыми и в открытом состоянии находятся короткое время. Новые материалы по дневной динамике устьичного аппарата у наиболее распространенных растений высоких широт получены в 1972 г.

Климат о-ва Врангеля квалифицируется как климат арктической приморской зоны, где среднесуточная температура воздуха (по данным метеостанции бухты Роджерса) в 1972 г.[1] составляла в июле от 6.8 до 0.8, в августе — от 5.3 до 0.1° С.

---

[1] По данным, приведенным в статье Е. А. Тихменева и В. П. Левковского (1973).


А
1
2
3
4
5
6
7
Б
1
2
3
4
В
1
2
6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19 20 21 22 23 24
Г
1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19 20 21 22 23 24
а
б
в
г

В прибрежной части о-ва Врангеля, в пос. Ушаковском (бухта Роджерса), в период проведения работ от 8 VII по 24 VIII 1972 температура воздуха на высоте основной массы травостоя (5—10 см) в течение суток колебалась между 3 и 12°, интенсивность освещения — между 30—100 тыс. лк.

Наблюдения за состоянием устьиц растений проводили на склоне гряды Восточного плато при общей южной экспозиции. Объектами были выбраны типичные представители арктической флоры. Динамику устьичных движений на обеих сторонах листа изучали с помощью качественного метода Молиша, где инфильтрация спирта в ткани листа свидетельствует о широком зиянии устьиц, бензола — о полураскрытом состоянии устьичных щелей и ксилола — о приоткрытом. Нами была принята условная 4-балльная шкала для оценки степени открытости устьиц: инфильтрация всей поверхности листа показывает, что 100% устьиц находятся в открытом, полуоткрытом или приоткрытом состояниях в зависимости от применения спирта, бензола или ксилола; инфильтрация этих жидкостей в виде крупных пятен соответствует раскрытию 70% устьиц; проникновение в виде мелких пятен — 30%; отсутствие инфильтрации свидетельствует о полном смыкании устьиц.

Степень раскрытия устьиц регистрировали ежечасно с 6 до 24 ч. Ритм движения устьиц иллюстрируют рисунком. В результате наблюдений оказалось возможным выделить два типа ритмов движения устьиц. Стабильный ритм с тремя вариантами: 1) преобладание широко раскрытых устьичных щелей, когда полное зияние всех устьиц фиксируется в продолжение 13—19 ч (см. рисунок, *А*); 2) преобладание замкнутых устьичных щелей в течение 7—11 ч и, кроме того, на протяжении 3—5 ч третья часть устьиц находится в приоткрытом состоянии (*Saxifraga bronchialis*, *Pedicularis verticillata*) (см. рисунок, *В*); 3) промежуточный вариант, при котором проявляется разнообразие в ритме движения устьиц (*Festuca borealis*, *Alopecurus alpinus*, *Potentilla hyparctica*, *Minuartia macrocarpa*) (см. рисунок, *Б*).

Подвижный ритм движения устьичных щелей (см. рисунок, *Г*), при котором четко видны смены разных фаз раскрытия устьиц, обнаружен у большого числа видов (17 из 28 изученных). В пределах этой группы растений имеются виды, у которых полное зияние устьиц длится от 2 до 6 ч (см. рисунок, *Г*, *1—7*), у других видов оно длится 7—10 ч (см. рисунок, *Г*, *8—15*).

В условиях полярного дня период полного зияния устьиц продолжается от 2 до 24 ч. Наиболее поздно (в 12—13 ч) раскрываются устьица у *Festuca borealis*, *Poa arctica*, *Lagotis minor*; раньше всего (в 8—9 ч) — у *Oxytropis czukotica*, *Astragalus umbellatus*. Полное смыкание происходит, начиная с 18 (*Oxyria dygina*) и до 22—23 ч (*Artemisia arctica*, *Rhodiola borealis*, *Poa arctica*).

Сравнение полученных спектров движения устьиц и данных по температуре воздуха, зарегистрированных во время опыта, показало, что последняя в пределах измеренных величин не оказывает резко выраженного воздействия на ритм работы устьиц.

Действительно, температура воздуха (средняя за сутки) в дни проведения опытов колебалась от +6.8, +5.3 до +1.3, +0.9°. Относительная влажность воздуха изменялась в течение суток от 90 до 60, или от 100 до 85%. У большинства видов при таких колебаниях температуры и влажности степень открытости устьиц была сходной. По-видимому, главным фактором, определяющим скорость раскрытия и замыкание устьиц, является интенсивность освещения. Обычно при пониженной освещенности в утренние часы устьица у большинства видов растений раскрыты нешироко, полное зияние достигается в полуденные часы (см. рисунок, *Г*).

Ритм движения устьичных щелей у растений арктической тундры.

Цифры по вертикали: *А*: *1* — *Artemisia borealis*, *2* — *Salix polaris*, *3* — *S. reptans*, *4* — *Senecio frigidus*, *5* — *Arctagrostis latifolia*, *6* — *Saussurea tilesii*, *7* — *Nardosmia frigida*; *Б*: *1* — *Alopecurus alpinus*, *2* — *Festuca borealis*, *3* — *Potentilla hyparctica*, *4* — *Minuartia macrocarpa*; *В*: *1* — *Saxifraga bronchialis*, *2* — *Pedicularis verticillata*; *Г*: *1* — *Poa arctica*, *2* — *Lagotis minor*, *3* — *Rhodiola borealis*, *4* — *Valeriana capitata*, *5* — *Papaver radicatum*, *6* — *Saxifraga hieracifolia*, *7* — *Carex lugens*, *8* — *Saxifraga hirculus*, *9* — *Astragalus alpinus*, *10* — *Deschampsia* sp., *11* — *Oxyria dygina*, *12* — *Oxytropis czukotica*, *13* — *Astragalus umbellatus*, *14* — *Claytonia arctica*, *15* — *Artemisia arctica*. *Цифры по горизонтали* — часы суток. *а* — устьица открыты, *б* — устьица полуоткрыты, *в* — устьица приоткрыты, *г* — устьица закрыты.

Полученные материалы свидетельствуют о различиях в степени зияния устьиц и в ритме их работы у нескольких видов одного рода — у *Saxifraga*, *Artemisia*, *Salix* (см. рисунок). У представителей рода *Saxifraga* эти различия проявляются наиболее ярко. Если у *S. bronchialis* все устьица в течение 18 ч наблюдений находятся в закрытом состоянии и только часть их приоткрывается на протяжении 8 ч (см. рисунок, *В*, *1*), то у *S. hirculus* в продолжение 7 ч все устьица широко раскрыты и 3 ч — полуоткрыты (см. рисунок, *Г*, *8*).

У *Artemisia borealis* устьица полностью раскрыты бо́льшую часть суток (см. рисунок, *А*, *1*), а у *A. arctica* — в течение 11 ч (см. рисунок, *Г*, *15*); у *Salix polaris* полное зияние устьиц фиксируется в продолжение 14 ч (см. рисунок, *А*, *2*), у *S. reptans* — 9 ч (см. рисунок, *А*, *3*). При длительных наблюдениях за поведением устьиц растений в условиях высокогорных пустынь Памира два вида полыни — *Artemisia rhodantha* и *A. pamirica* — имели также несходный ритм работы устьиц (Свешникова, 1962). У первого вида с 7 до 21 ч устьица были широко открыты, у второго — регистрировались лишь полуоткрытые устьица от 10 до 21 ч.

В связи с вопросом, касающимся влияния освещенности на работу устьиц, интересно сравнить поведение устьиц у нескольких видов, принадлежащих к одному роду, но произрастающих в условиях очень высокой освещенности на Памире и при пониженной ее интенсивности на о-ве Врангеля (где освещенность приближается к таковой в средних широтах). Длительность полного зияния устьиц оказывается неодинаковой в различных географических условиях (см. таблицу).

Продолжительность зияния устьиц (в часах в течение суток)
у растений Памира и о-ва Врангеля

Памир, высокогорные пустыни	Часы	Остров Врангеля, арктическая тундра	Часы
Oxytropis chiliophylla	4	*Oxytropis czukotica*	9
Astragalus gorbunovii	6	*Astragalus umbellatus*	14
Potentilla pamirica	7	*Potentilla hyparctica*	10
Artemisia pamirica	2	*Artemisia arctica*	10
A. rhodantha	16	*A. borealis*	18

Сопоставление этих материалов обнаруживает бо́льшую продолжительность «рабочего времени» устьиц растений арктической тундры, что, по-видимому, объясняется пониженной интенсивностью освещения в условиях о-ва Врангеля.

В целом на раскрытие устьиц всех исследованных на о-ве Врангеля растений заметное влияние оказывает интенсивность освещения. С уменьшением интенсивности освещения от начала июля к началу августа продолжительность времени, в течение которого устьица открыты, увеличивается. Можно предположить, что это обстоятельство компенсирует недостаток освещения, так как в результате более длительной работы устьиц более продолжительны и процессы ассимиляции.

ЛИТЕРАТУРА

Вихирева-Василькова В. В., Рахманина А. Т. (1967). Анатомо-физиологические особенности некоторых растений лесотундры. В кн.: Растительность лесотундры и пути ее освоения. Л., Наука. — Дадыкин В. П. (1952). Особенности поведения растений на холодных почвах. М., Изд. АН СССР. — Костычев С. П., Базырина Е. Н., Чесноков В. А. (1930). Суточный ход фотосинтеза при незаходящем солнце в полярной зоне. Изв. АН СССР, сер. биол., 7, 7. — Поплавская Г. И., Петрова С. П., Яшумова Е. Н. (1938). Материалы по изучению экологии арктических растений. Тр. Лен. общ. естествоисп., 13, 3. — Свешникова В. М. (1962). Водный режим растений и почв высокогорных пустынь Памира. Тр. Инст. бот. АН ТаджССР, 19. — Тихменев Е. А., Левковский В. П. (1973). К антэкологии злаков арктической тундры острова Врангеля. Бот. ж., 58, 10. — Savile D. B. O. (1972). Arctic adaptations in plant. Monographs, 6. Ottawa.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 16 IX 1980.

УДК 581.1 : 582.1 (98)

В. Н. Голубев, Ю. С. Волокитин

АНТЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ *RUSCUS PONTICUS (ASPARAGACEAE)*

V. N. GOLUBEV, YU. S. VOLOKITIN.

ANTHECOLOGICAL PECULIARITIES IN *RUSCUS PONTICUS* (*ASPARAGACEAE*)

На популяционном уровне изучались морфология цветка, ритмика сезонного, суточного цветения и опыление *Ruscus ponticus* в Крыму. Каждый механизм опыления работает в определенном гидротермальном диапазоне. Доминирующая гидрофилия рассматривается как исторически сложившееся приспособление к цветению и оплодотворению в условиях большого количества осадков в зимний период, выпадающих преимущественно в виде дождя, что является характерной особенностью средиземноморского типа климата, в том числе Южного берега Крыма.

Иглица понтийская *Ruscus ponticus* Woronow ex Grossh. — ксеромезофитный вечнозеленый кустарничек, характеризующийся раннеосенне-зимне-поздневесенним циклом цветения. Вид имеет восточносредиземноморский ареал. В условиях Южного берега Крыма образует небольшие куртины или сплошные заросли под пологом пушистодубовых, можжевелово-дубовых, грабинниковых, фисташковых лесов, в кустарниках. Распространен преимущественно в западной части южнобережья — от Балаклавы до Алушты; восточнее встречается спорадически, например на Кара-Даге.

Морфологические и некоторые эколого-биологические особенности иглицы понтийской изучены И. В. Голубевой (1975), однако наблюдения за ее цветением не проводились. Эти вопросы составляют неотъемлемую часть антэкологии, которая включает экологию цветка, цветения и опыления, т. е. форму и функции цветка в зависимости от условий окружающей среды (Пономарев, 1969).

Теоретической предпосылкой исследований было предположение, что опыление, являясь наиболее уязвимым местом в процессе семенного размножения, должно осуществляться либо одним, очень надежным способом, либо, что более вероятно, несколькими взаимно страхующими. Конкретные способы опыления, по всей вероятности, коррелируют с определенными экологическими условиями. С этой точки зрения антэкология должна изучать все биологически обусловленные способы опыления у растений, их реализацию и эффективность в данных экологических условиях.

Систематические антэкологические исследования мы проводили в 1979—1981 гг. Основные данные были получены в ходе стационарных наблюдений на юго-западном склоне горы Аю-Даг в двух ассоциациях дубово-можжевелового леса: Juniperus excelsa (+Quercus pubescens) — Carpinus orientalis — Juniperus oxycedrus — Ruscus ponticus+Achnatherum bromoides; Juniperus excelsa (+Arbutus andrachne+Quercus pubescens) — Juniperus oxycedrus — Ruscus ponticus+Poa bulbosa.

Пробные площади размером 0.25 га были заложены в пределах от 60 до 190 м над ур. м. с учетом рекомендаций А. Г. Воронова (1963) и Т. А. Работнова (1971).

В качестве объектов исследования служили цветки, соцветия, цветоносные побеги, особи и популяции, т. е. все элементы генеративной макроструктуры вида. Образцы отбирали методом случайной выборки, в пределах площади выделяли 10 особей, на каждой из них — три генеративных побега, на которых учитывали все соцветия и цветки.

Значительная часть данных по экологии цветка и цветения получена в процессе ежедневных наблюдений в течение всего периода цветения. Общий осмотр и анализ морфологических особенностей макроструктуры генеративной сферы проводили по стандартным универсальным схемам Ал. А. Федорова и З. Т. Артюшенко (1975, 1979), а типологию половой дифференциации для всех уровней этой макроструктуры определяли по Е. Л. Кордюм и Г. И. Глущенко (1976), что способствовало выделению типа цветоопыления, т. е. совокупности всех потенциально возможных способов опыления для данного вида в конкретных условиях обитания.

Экологию цветения и опыления изучали по методике А. Н. Пономарева (1960) с учетом популяционного аспекта фитофенологии (Голубев, 1965, 1977, 1979) и наших дополнений, касающихся особенностей объекта. Это позволило установить точные даты начала цветения, массового цветения и его конца, сроки и ритмику цветения всех элементов генеративной сферы. Микроклиматические наблюдения проводили на уровне изучаемых объектов с помощью суточных термографов и гигрографов. Контроль за показаниями самописцев осуществляли посредством аспирационного психрометра Ассмана.

Выявленные в процессе наблюдений в природе способы опыления проверялись, дублировались искусственным опылением с последующей изоляцией отдельных филлокладиев до момента образования достаточно заметных плодов. Повторность опытов 10-кратная. Другие разнообразные эксперименты ставились в естественных и лабораторных условиях с целью подтверждения и проверки данных, полученных во время наблюдений в природе.

Процент семинификации характеризовался отношением числа завязавшихся семян к числу семяпочек в завязи, выраженным в процентах (Вайнагий, 1974).

Строение цветка иглицы понтийской выражается формулой P — 3+3, A — (3), G — ($\underline{2}$), околоцветник раздельно-листочковый, 3-членный, в двух кругах. По форме листочки внешнего круга эллиптические, внутреннего — ланцетовидные, снаружи и внутри густо ворсинчато-опушенные, околоцветник выгнутый, зеленый, осоковидный, немного мясистый. Андроцей синстемонный, тримерный. Завязь двугнездная, одна семяпочка в каждом гнезде, столбик короткий с головчатым рыльцем. Цветки закладываются как потенциально обоеполые, но в дальнейшем из них формируются либо только женские, либо только мужские в результате недоразвития органов другого пола, что происходит на более поздних этапах онтогенеза. В женских цветках гинецей дифференцирован на крупную сидячую завязь, столбик с головчатым чрезвычайно липким рыльцем, выступающим из цветка; андроцей представлен только тычиночной колонкой, цветоножка короткая. В мужских цветках пестик сильно редуцирован, столбик короткий, рыльце скрыто в полости тычиночной колонки, венчающейся сросшимися боковыми краями пыльниками, цветоножки длинные. Таким образом, иглица понтийская — функционально диэцичное (двудомное) растение, значит, самоопыление у нее полностью исключается.

Цветки формируются на адаксиальной стороне филлокладиев, однако в связи с поворотом их на 120° (Голубева, 1975) и спиральным размещением на побеге обеспечивается разнообразное положение цветков по отношению к горизонтальной плоскости. Цветки собраны в соцветия годичной монохазиальной структуры, способные к многолетнему нарастанию, где наряду с серией живых цветков всегда имеется несколько отмерших цветоножек, выходящих из пазух соответствующих брактей, образующих обертку в основании оси соцветия. Подобная структура была отмечена и для иглицы подъязычной (Житков, 1975). За один вегетационный период в соцветии последовательно, реже параллельно только на мужских особях формируются три цветка. На одном побеге со всеми разветвлениями функционируют до 600 цветков за одну вегетацию. Минимальное количество генеративных побегов особи — 30—60 (Голубева, 1975); они несут только мужские или только женские цветки, образуя очень густые куртины. Анализ соотношения длины побегов разных полов показывает, что значимых различий между ними нет. Анализ половой дифференциации в пределах куртин дает возможность выделить следующие сочетания половых типов: а) исключительно мужские побеги, б) только женские, в) смешанные (примерно равное количество мужских и женских побегов), г) преимущественно (более 50%) мужские, д) преимущественно (более 50%) женские. Очевидно, благодаря вегетативному размножению популяции иглицы понтийской включают то или иное число клональных структур, размер которых зависит от жизненного состояния особей.

Полученные данные позволили предположить в качестве вероятного способа перекрестного опыления иглицы понтийской анемофилию. Действительно, в чисто женских куртинах на филлокладиях была обнаружена пыльца данного вида. Как показали наблюдения, пыльца переносилась ветром от находящихся на расстоянии 10—15 м мужских растений, цветки которых способны к постоянному пылению в течение всего периода цветения. В то же время на женских побегах отмечаются цветки с физиологически активными рыльцами. Контролируемая экспозиция этих цветков показала, что рыльца способны улавливать пыльцу, переносимую ветром. Наиболее интенсивно анемофилия совершается при относительной влажности воздуха 60—70% и температуре выше +4° С.

Наряду с анемофилией была установлена и затем экспериментально доказана возможность гидрофилии, роль которой убедительно подтверждена в процессе сезонного и суточного цветения. Зацветание иглицы понтийской приходится на сентябрь (октябрь), когда завершается формирование двух бутонов в каждом соцветии, это связано также с понижением среднесуточной температуры до +15° С. Раньше других зацветают особи, произрастающие на северных экспозициях и находящиеся под пологом леса, где наблюдаются большая влажность и более низкая температура воздуха. Максимум распускания цветков приходится на ночные и утренние часы (3—8), т. е. на период, характеризующийся самой низкой температурой и наиболее высокой относительной влажностью воздуха, когда выпадает роса и появляется капельно-жидкая влага на растениях и почве, поэтому в осенний период иглица понтийская характеризуется утренне-ночным ритмом суточного цветения. Как показали наблюдения, выпадение дождя в любое время суток вызывает ее массовое цветение. При понижении среднесуточных температур до +8—9° С состояние насыщения влагой в приземном слое воздуха может иметь место в самые различные часы суток. Кроме того, в позднеосенне-зимне-ранневесенний период более вероятным становится выпадение осадков в виде дождя и мокрого снега, что накладывает отпечаток на ритмику цветения и может способствовать спонтанному зацветанию. Понижение среднесуточных температур до +4° С, обычно приходящееся на январь—начало марта, определяет раскрывание цветков только в дневное, самое теплое время суток. Отрицательные температуры приводят к опаданию женских цветков. Весеннее повышение температур вызывает случайное по времени цветение, затем совершается постепенный переход к утренне-ночному максимуму. В апреле (мае) цветение заканчивается. В периоды с пониженными влажностью и температурой воздуха наблюдаются перерывы цветения, которые наряду с физиологическими особенностями увеличивают продолжительность фазы цветения побегов, особей и популяций до 8 (9) месяцев, в то время как соцветия цветут 5—6 месяцев. Синхронность функционирования всех элементов генеративной макроструктуры при диэцичности обеспечивает наибольшую эффективность опыления, определяющим звеном в цепи которого является гидрофилия. Более того, гидрофилия — это специфичный способ опыления, сформировавшийся в процессе приспособительной эволюции при цветении в условиях зимнего сезона с обильными жидкими осадками и повышенной влажностью воздуха, характерными для восточного Средиземноморья, в котором распространена иглица понтийская. В этом отношении данный вид должен рассматриваться как типично средиземноморский, проявляющий в антэкологии самую примечательную черту своей эфармонии.

Наблюдения показали, что раскрывание цветков, а тем более массовое цветение, происходит только при наличии капельно-жидкой влаги вследствие выпадения дождей, росы, при таянии снега. Нами был обнаружен ряд особенностей, связанных с гидрофилией, установлена способность филлокладиев к легкому смачиванию и удержанию воды в основании соцветий. Кроющие чешуи и отмершие цветоножки обладают высокой гигроскопичностью и подобно губке быстро впитывают влагу. При накоплении массы воды она обтекает цветки и в виде крупных капель падает вниз, попадая на другие филлокладии. Мы обратили внимание, что стебли побегов имеют продольно-ребристую поверхность, к вогнутым желобкам которой прикрепляются отдельные филлокладии, перегораживая их своими основаниями. Стеблевые желобки являются своеобразными водотоками, по которым влага движется сверху вниз, попадая на перегораживающие их филлокладии.

В опыте с искусственным орошением влагой побегов иглицы понтийской было обнаружено очень быстрое (в течение 1 мин) распускание цветков при скоплении на филлокладиях капельно-жидкой влаги. На изолированных пергаментными пакетами филлокладиях цветки не раскрывались. Следует заметить, что побеги для опыта брали в сухую погоду, когда обычно большинство цветков закрыто.

Выпадение жидких осадков в природе вызывает одновременное раскрывание 20—30 цветков на одном побеге. После прекращения смачивания, в течение последующих 2—5 суток, как бы по инерции продолжается раскрывание новых цветков. Выпадение осадков способствует поддержанию повышенной влажности в окружающем филлокладии воздухе, часть влаги удерживается в гигроскопичных брактеях, что в целом, по-видимому, обусловливает продолжение зацветания.

Вскрывание пыльников и начало физиологической активности рылец совмещаются во времени у разных цветков. Различие в сроках зацветания и цветения мужских и женских цветков не наблюдается, однако цветение женского соцветия в пределах данного филлокладия прекращается при завязывании плода. Обычно отдельный цветок функционирует 8—10 дней.

Пыление цветка происходит непрерывно в воздушной и водной средах до его опадения. Это и обеспечивает при отсутствии влаги анемофильное опыление, а при ее наличии — гидрофильное. К моменту зацветания пыльца трехъядерная и дает трубки в секреторной жидкости рыльца. Как показал опыт, пыльцевые трубки развиваются и в водопроводной воде при комнатной температуре в течение 1—3 ч. Физиологическая активность рыльца сохраняется лишь при высокой относительной влажности воздуха — не ниже 60% и температуре не ниже +4° С. Возможность восприятия пыльцы определяется появлением секреторной жидкости на рыльцах в виде капли. При низкой относительной влажности или температуре воздуха секреторная капля твердеет и образует на рыльце куполовидную оболочку, повышение влажности приводит к разжижению ее и образованию капли. Следовательно, секреторная капля выполняет несколько функций: улавливает пыльцу, способствует ее прорастанию, при преобразовании в твердеющий купол создает благоприятную для развития мужского гаметофита среду.

Значит, функциональные возможности пыляще-воспринимающей системы четко корректируются динамикой термально-гидрологического режима.

Процесс опыления у иглицы понтийской можно представить следующим образом. Капли атмосферной влаги, которые обтекают функционирующие мужские цветки, всегда содержат пыльцу. Падая, они разбиваются о ниже расположенные филлокладии, и брызги могут попасть на женские побеги, находящиеся по соседству. При достаточном количестве влаги в основании воспринимающего соцветия, весьма короткого, происходит контакт воды и рыльца. Капля, обтекая рыльце, оставляет на нем часть пыльцы, что обеспечивает гидрофильное опыление. В случае отсутствия капельно-жидкой влаги и в состоянии физиологической активности рылец имеет место анемофилия.

Часть пыльцы, перенесенной ветром, оседает на филлокладиях с женскими цветками и во время выпадения жидких осадков переходит в воду, которая может контактировать с рыльцем. В этом случае возможно смешанное анемофильно-гидрофильное опыление. Когда пыльца доставляется водой на женские филлокладии, то при высыхании влаги она оседает на их поверхности, а затем с помощью ветра может быть перенесена на рыльца женских цветков — происходит гидрофильно-анемофильное опыление.

Женский цветок обладает страхующим механизмом, гарантирующим непременность опыления хотя бы в конце цветения. Отогнутые листочки околоцветника касаются филлокладия и благодаря опушению с внутренней стороны захватывают рассеяную пыльцу — сухую или плавающую в воде. При завершении цветения, когда физиологическая активность рыльца еще не утрачена, женские цветки закрываются и пыльца, находящаяся на внутренней поверхности листочков, получает возможность прямого контакта с рыльцем.

Таким образом, у иглицы понтийской возможны четыре способа опыления: гидрофилия, гидроанемофилия, анемофилия, анемогидрофилия. Доминирующим надо признать гидрофилию. Переходы от гидрофилии к анемофилии определяются динамикой экологических условий, особенно относительной влажностью воздуха.

Проведенное нами искусственное опыление разными способами привело к образованию семян, что подтверждает вероятность существования у иглицы понтийской всех указанных способов.

Образующиеся плоды ягоды содержат 1—2 семени. Процент семинификации в расчете на один побег чрезвычайно низкий — всего 0.05.

Репродуктивная стратегия иглицы понтийской сводится, с одной стороны, к вегетативному размножению (образование клонов), обусловливающему стабилизацию генотипической структуры, с другой — к половому размножению с перекрестным опылением, способствующим возрастанию генотипической гетерогенности популяции. В этом аспекте основной популяционной характеристикой вида является такое соотношение способов размножения и возобновления, которое определяет оптимальное сочетание вегетативно развившихся клонов и семенного потомства.

В заключение можно сделать следующие выводы.

1. У *Ruscus ponticus* установлены два взаимно страхующих способа опыления: анемофильный и гидрофильный, приуроченных к двум различным состояниям метеорологического режима. Описаны также два своеобразных смешанных способа опыления — анемогидрофильный и гидроанемофильный. Выявленные способы опыления действуют последовательно, сменяя один другой, или частично и параллельно, налагаясь друг на друга, особенно в смешанных комбинациях. Экологические условия в период цветения могут изменять соотношения доминирующего (гидрофильного) и дополнительных способов опыления вплоть до противоположного. Разнообразие способов опыления в популяциях оптимизирует процессы оплодотворения и семеношения.

2. Гидрофилия иглицы понтийской — это замечательное приспособление к особенностям средиземноморского климата, возникшее исторически и тесно связанное с длительным развитием этого вида в области Средиземноморья.

3. Гетерогенность семенного потомства иглицы понтийской обеспечивается диэцичностью, а наибольшую эффективность опыления определяет синхронность функционирования всех элементов генеративной макроструктуры.

4. Иглица понтийская является третичным вечнозеленым реликтом средиземноморской флоры и поэтому нуждается не только в охране, но и в восстановлении численности. Изучение антэкологии данного вида создает необходимые предпосылки для обеспечения максимальной семенной продуктивности и урожая семян в естественных условиях обитания.

ЛИТЕРАТУРА

Вайнагий И. В. (1974). О методике изучения семенной продуктивности растений. Бот. ж., 59, 6. — Воронов А. Г. (1963). Геоботаника. М., Высшая школа. — Голубев В. Н. (1965). Эколого-биологические особенности травянистых растений и растительных сообществ лесостепи. М., Наука. — Голубев В. Н. (1977). Некоторые методические вопросы сравнительно-географического изучения эколого-биологических особенностей растительности. Изв. АН ГССР, сер. биол., 3, 4. — Голубев В. Н. (1979). Вопросы изучения региональных биологических флор. Изв. АН КазССР, сер. биол., 1. — Голубева И. В. (1975). Морфогенез *Ruscus ponticus* Woronow ex Grossh. Бот. ж., 60, 6. — Житков В. С. (1975). Структура многолетнего соцветия *Ruscus hypoglossum* L. Бюл. Гл. бот. сада АН СССР, 96. — Кордюм Е. Л., Глущенко Г. И. (1976). Цитоэмбриологические аспекты проблемы пола покрытосеменных. Киев, Наукова думка. — Пономарев А. Н. (1960). О протерандрии у зонтичных. Уч. зап. Пермск. унив., 18, 3. — Пономарев А. Н. (1969). Некоторые аспекты антэкологических исследований. В кн.: Вопросы антэкологии. Л., Наука. — Работнов Т. А. (1971). К методике экспериментального изучения луговой растительности. Бюл. МОИП, отд. биол., 76, 2. — Федоров Ал. А., Артюшенко З. Т. (1975). Атлас по описательной морфологии высших растений. Цветок. Л., Наука. — Федоров Ал. А., Артюшенко З. Т. (1979). Атлас по описательной морфологии высших растений. Соцветие. Л., Наука.

Государственный
Никитский ботанический сад,
Ялта.

Получено 8 VI 1981.

УДК 576.312.37 : 582.57

Л. И. Вахтина, Г. Л. Кудряшова

КАРИОСИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ ДВУХ КРЫМСКИХ ВИДОВ РОДА *ALLIUM (ALLIACEAE)*

L. I. VAKHTINA, G. L. KUDRYASHOVA. KARYOSYSTEMATIC INVESTIGATION OF THE TWO CRIMEAN SPECIES OF THE GENUS *ALLIUM* (*ALLIACEAE*)

На основании кариосистематического исследования установлено, что в Крыму произрастают два хорошо очерченных кариологически и морфологически вида рода *Allium*: диплоидный *A. decipiens* (2n=16) и тетраплоидный *A. cyrillii* (2n=32). Виды различаются также по экологии и географическому распространению.

В новейших флористических сводках для Крыма приводится один вид из родства *Allium decipiens* Fisch. ex Schult. et Schult. fil. — *A. auctum* Omelcz. (Омельчук, 1962а, б; Омельчук-Мякушко, 1976, 1979; Привалова, 1972).

В 1968—1979 гг. одним из авторов (Л. И. Вахтина) был собран материал по этому виду для кариологического исследования из разных пунктов Крыма: 1) Планерское, лес на склоне Святой горы, 5 VI 1968; 2) окрестности Старого Крыма, лес у Армянского монастыря, 10 VI 1970; 3) Планерское, Кара-Даг, спуск в Лягушачью бухту, под деревьями, 23 VI 1974; 4) Планерское, лес по дороге к северному перевалу через гору Святую, 29 VI 1974; 5) Ангарский перевал, в лесу слева от шоссе Симферополь—Ялта, 3 VI 1977; 6) гора Кастель, 16 VI 1977; 7) Гурзуф, гора Аю-Даг, 2 IV 1979; 8) окрестности Белогорска, вдоль межи пшеничного поля, 4 VI 1968; 9) с. Скалистое, ущелье слева от дороги на Обсерваторию, у подножия и на склонах гор, 4 VI 1968 и 12 VI 1977; 10) окрестности Бахчисарая, у пос. Коминтерн, на краю пшеничного поля, 19 VI 1974; 11) Бахчисарайский р-н, с. Вилено, по холмам вдоль р. Алма, 8 IV 1979; 12) Бахчисарайский р-н, с. Новопавловка, на террасах по холмам, 12 IV 1979; 13) Севастопольский р-н, мыс Феолент, окрестности Георгиевского монастыря, на открытых холмах, 10 IV 1979; 14) мыс Феолент, на вспаханном поле у остановки автобуса «Крепостное шоссе», 10 IV 1979; 15) Симферопольский р-н, Дубки, вспаханные межи среди посадок молодых кустарников, 12 IV 1979.

Определение числа и изучение морфологии хромосом проводили на постоянных давленых препаратах по общепризнанной методике их приготовления с предобработкой кончиков корней 0.05% раствором колхицина в течение 3 ч, фиксацией в смеси спирт—уксусная кислота (3 : 1), холодным гидролизом в 50% HCl в течение 20 мин и окраской по Фельгену.

Исследование полученных препаратов показало, что 7 первых популяций, перечисленных выше, являются диплоидными с 2n=16, следующие 8 — тетраплоидными: в их соматических наборах 32 хромосомы (рис. 1). Диплоидный набор хромосом характерен для *A. decipiens*. Кариотип этого вида мы изучали ранее, сначала в гаплоидном наборе под названием *A. auctum* (Закирова, Вахтина, 1974), затем — в диплоидном в меристеме корней (Вахтина, Кудряшова, 1978). Исследованные в данной работе наборы хромосом *A. decipiens* из разных популяций не отличаются от изученных ранее. Соматический набор *A. decipiens* состоит из 16 хромосом, из которых 6 пар — субметацентрические, 1 пара — метацентрические (III или IV) и 2 пары — акроцентрические спутничные хромосомы (VI и VIII). Спутничные пары различаются между собой по величине и положению центромеры. Одна пара занимает шестое место в кариограмме, имеет отношение плеч 1.9, другая — самая малая хромосома набора — 2.5—2.8.

Тетраплоидный набор состоит из 32 хромосом, среди которых 4 — метацентрические хромосомы (I и II и, вероятно, V и VI), 4 — акроцентрические спутничные хромосомы и 24 — субметацентрические хромосомы с отношением плеч 1.4—1.8. Величина самой длинной хромосомы варьирует от 10.0 до 12.9, самой малой — от 5.3 до 7.6 мкм. Остальные хромосомы располагаются по размерам в пределах величин этих хромосом. Спутничные хромосомы различаются

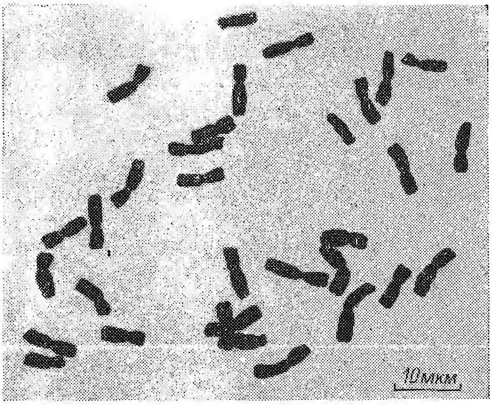


Рис. 1. Метафазная пластинка из меристемы корня *Allium cyrillii.*

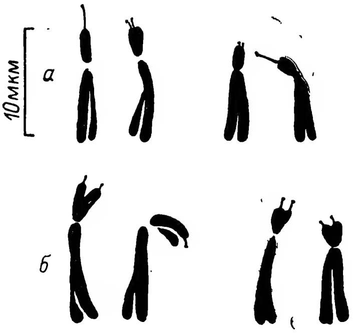


Рис. 2. Спутничные хромосомы *Allium cyrillii* (*а*) и *A. decipiens* (*б*).

попарно по степени асимметрии и величине; спутники малы, точечного типа и не всегда хорошо выявляются на сильно сокращенных хромосомах. На рис. 2 представлены спутничные хромосомы обоих наборов, выбранные из метафазных пластинок, в которых хромосомы менее всего сокращены. К сожалению, детальный анализ тетраплоидного набора оказался затруднительным из-за сходства большинства хромосом как по величине, так и по положению центромеры. Трудность идентификации отдельных хромосом не позволяет распределить их по таким группам, которые помогли бы предположить характер плоидности хромосомного набора (рис. 3). Сравнение изученных хромосомных наборов показывает, что тетраплоидный набор не является автотетраплоидным от диплоидного набора *A. decipiens*, произрастающего в Крыму. Для такого заключения достаточно сравнить число спутничных хромосом в обоих наборах, а также величину метацентрических хромосом (у тетраплоидного их 2 пары, различающиеся по длине). 32-хромосомный набор не является и автотетраплоидом от любого другого набора (негомологичность 4 спутничных и метацентрических хромосом). Вероятнее всего, 32-хромосомный набор аллотетраплоидного происхождения, или следует предположить, что в процессе эволюции автотетраплоид претерпел ряд хромосомных перестроек, обособивших его от родственного диплоидного набора.

Таким образом, в результате кариологического изучения крымских растений было установлено, что среди них имеются диплоидные и тетраплоидные популяции. Растения выращивали и наблюдали все эти годы в Ботаническом саду Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (Ленинград). Оказалось, что диплоидные и тетраплоидные популяции представляют собой хорошо обособленные виды, ясно различающиеся по целому ряду признаков цветка, листьев, луковицы, которые мы приводим в таблице.

Тетраплоидный и диплоидный виды, кроме того, имеют свои ареалы (рис. 4), различную экологию. Диплоид распространен в широколиственных лесах гор-

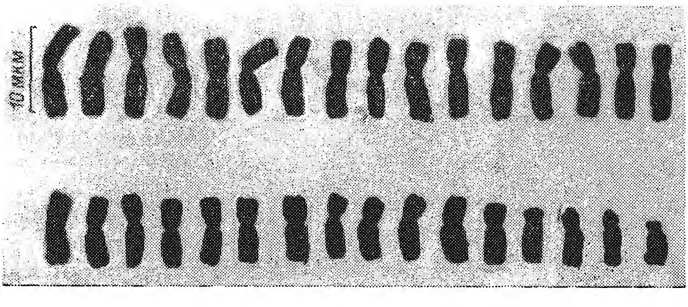


Рис. 3. Хромосомный набор *Allium cyrillii.*

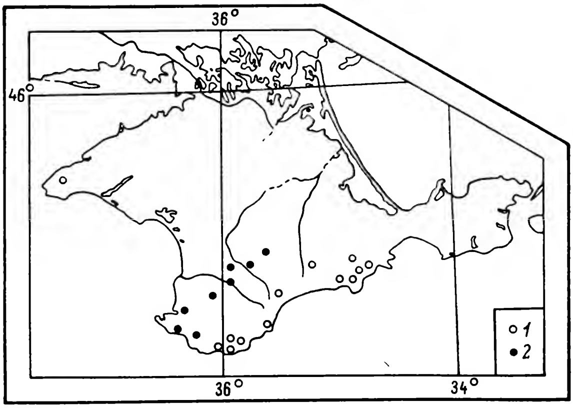


Рис. 4. Распространение в Крыму *Allium decipiens* (*1*) и *A. cyrillii* (*2*).

ного Крыма, особенно на Южном берегу, очень редко его можно встретить на открытых местах. Тетраплоид также распространен в горном Крыму, но преимущественно в северной его части, всегда на открытых местах, обычен в посевах. В гербарии, однако, различия между этими видами выступают не всегда достаточно отчетливо и могут быть отнесены за счет различий в размерах. Этим только можно объяснить, что весь крымский материал по двум видам отнесен к одному.

Основные морфологические признаки двух видов рода *Allium*

	Диплоидный вид (*A. decipiens*)	Тетраплоидный вид (*A. cyrillii*)
Луковица	1—2 см в диам., без столонов	1.5—2 (2.5) см в диам., с хорошо развитыми столонами и сидящими на них луковичками
Листья	Линейные или линейно-эллиптические, 0.5—1.4 см шир., со слабым налетом или без него, сравнительно тонкие, ко времени цветения и плодоношения увядают	Линейно-эллиптические, 2—2.5 см шир., со сплошным сизым налетом, толстые и мясистые, остающиеся во время цветения и плодоношения
Соцветие	Густой полушаровидный зонтик	Щитковидное, менее густое
Покрывало	С очень коротким носиком или без него	С хорошо выраженным толстым носиком
Цветоножки	2—2.4 см дл., 0.2—0.3 мм толщ.	1—2.5 см дл., толстые, 0.5—1 мм толщ.
Листочки околоцветника	Овально-ланцетные, 0.7 см дл., 0.25 см шир., от белых до розовых, с узкой темной полосой	Узколанцетные, постепенно длинно заостренные, 0.7 см дл., 0.1 см шир., светлые или чуть розоватые, с зеленой полосой
Тычинки	Немного короче лепестков, нитевидные, расширенные только при самом основании	Равны лепесткам, плоские, толстые, от основания постепенно суженые к верхушке
Завязь	Поверхность завязи покрыта сосочками	Поверхность завязи гладкая
Столбик	Тонкий, 0.05—0.1 мм толщ.	Толстый, 0.2—0.25 мм толщ.

Диплоидный вид, распространенный на побережье и наиболее полно представленный в Гербариях БИНа в Ленинграде и Института ботаники в Киеве, является видом *A. decipiens*, как уже сказано.

Тетраплоидный вид из северных районов горного Крыма мы относим к виду *A. cyrillii* Ten. (1824, Fl. Napol. 3 : 364). Вид описан из Италии: «Puglia al Tavoliere». Распространен в Италии, Греции (Stearn, 1978, 1980) и Болгарии (Чешмеджиев, 1978). И. В. Чешмеджиев еще до публикации своих материалов по *A. cyrillii* сообщил нам о сборах его в Болгарии и в том числе очень важные для нас данные об особенностях этого вида в живом состоянии, которые мы в свою очередь наблюдали на крымском материале.[1]

В довольно кратком первоописании *A. cyrillii* указано на характерные его особенности: «foliis glaucis pallidis. . . bulbilis longe pedunculatis». Как видно из таблицы, это наиболее характерные признаки тетраплоидных растений.

---

[1] Мы выражаем искреннюю благодарность И. В. Чешмеджиеву за сообщенные сведения.

A. cyrillii приводился для Крыма E. Boissier (1884). Позднее Е. В. Вульф (1930) отнес *A. cyrillii* в синонимы к *A. multibulbosum* Jacq. Однако вид *A. cyrillii* (=*A. multibulbosum*) указывался для Крыма на основании лишь одного гербарного образца X. X. Стевена, а весь остальной материал по *A. cyrillii*, представленный в Гербарии образцами из нескольких пунктов, был отнесен к *A. decipiens* Boissier (1884) или к *A. atropurpureum* Вульфом (1930). В дальнейшем для Крыма приводился только *A. decipiens* (Введенский, 1935; Привалова, Прокудин, 1959).

В 1962 г. Т. Я. Омельчук исключила из флоры Крыма *A. decipiens* и описала для Крыма новый вид *A. auctum*. Тип *A. auctum* («Судакский район, гора Святая, лес на вершине горы, 24 V 1941, М. Котов»!) оказался идентичным *A. cyrillii*. С этого места *A. cyrillii* больше никогда не собирался, но *A. decipiens* встречается там в изобилии. Приходится предположить единичные местонахождения *A. cyrillii* на Кара-Даге, тогда как основная его часть ареала лежит на северо-западе горного Крыма. Процитированные Омельчук виденные ею экземпляры относятся к *A. decipiens* и к *A. cyrillii*.

Приводим эти гербарные образцы под установленными нами названиями.

Исследованные экземпляры (specimina examinata): *A. decipiens*. Буковый лес между Шайтан Мердвенем и дер. Скеля, 26 VI 1893, О. А. и Б. А. Федченко; между Учан-су и Ай-Петри, 2 VII 1893, О. А. и Б. А. Федченко; близ Чатырдага, в буковом лесу, 20 V 1896, К. Гольде; окр. Алушты, в тенистом кустарнике, 10 VI 1901, Е. Исполатов; близ Судака, 1901, В. Андреев; окр. Алупки, 1911, К. К. Косинский; урочище Карагом близ Судака, в лесу, 15 VII 1914, В. Траншель; Юсуповский заповедник, лес, 4 VIII 1922, С. А. Дзевановский; Юсуповский заповедник близ с. Коккозы, 4 VIII 1922, И. Пачоский; с. Коккозы, горный лес (из бука и дуба), спуск к р. Куру-Узень, по склону Куш-Кая от Трапиза, 26 V 1924, С. Дзевановский; Государственный лесной заповедник, Инжир-Сырт, дубовый лес, 17 V 1925, Н. Троицкая, Г. И. Поплавская; Карасубазарский (Белогорский) Тана-Гельды, дубовый лес, 18 VII 1926, С. Дзевановский; гора Аю-Даг, в дубовом лесу, 2 VII 1948, № 649, С. Юзепчук; Судакский р-н, окр. Карадагской биол. ст., лес по Святой горе, 23 V 1948, М. Котов и Е. Карнаух; окр. г. Старый Крым, гора Агармыш, 20 V 1958, М. Котов, Т. Омельчук; там же, 22 V 1964, Г. Кузнецова, О. Дубовик; буковый лес на сев.-вост. части горы Демерджи, 3 км к востоку от перевала по трассе Симферополь—Алушта, 3 VII 1966, № 32-3, В. Куваев; Карадагская биол. ст., осыпи на сев.-зап. склоне горы Карагач, покрытом лесом, 23 V 1968, М. Котов; окр. Симеиза, можжевеловый лес, 7 II 1973, М. Котов, В. Протопопова, А. Якименко; Тарханкутский п-ов, Морское, 19 V 1973, О. Н. Дубовик; хр. Карагач, 15 V 1973, О. Н. Дубовик; Кара-Даг, дубово-грабинниковый лес на южном перевале, 19 V 1975, В. М. Косых; Старый Крым, гора Агармыш, 16 IV 1976, № 1330, Е. Мордак, Л. Свешникова; Кара-Даг, гора Святая, в лесу, 17 IV 1976, Е. Мордак, Л. Свешникова. *A. cyrillii*. Р. Алма, 6 VI 1893, О. А. и Б. А. Федченко; Георгиевский монастырь, 19 VI 1893, О. А. и Б. А. Федченко; Тиберти, 7 VI 1893, О. А. и Б. А. Федченко; мыс Феолент, близ Георгиевского монастыря, 1895, Ф. Алексеенко; Симферополь, Дальние Дубки, 5 VI 1911, Н. Яната; на паровом поле близ Севастополя, 22 V 1912, С. Ганешин; р. Алма близ шоссе, 13 V 1914, В. Андреев; Байдарская долина, 24 VII 1929, В. Васильев; Симферопольский р-н, яровой посев в балочке между дер. Октоберфельд и дер. Старые Лезы, 18 V 1930, А. Дойч; подъем на Байдарскую яйлу со стороны Байдар, 4 VI 1946, № 1536, Л. Куприянова и С. Юзепчук; окр. Севастополя, Сапун-гора, 30 X 1973, О. Н. Дубовик; Бахчисарайский р-н, склоны над Новопавловкой, 24 V 1973; Севастополь, окр. Сапун-горы, у бензозаправки, каменистые склоны, 28 VII 1974, О. Дубовик; Кача, обрыв над морем, 2 V 1974, О. Н. Дубовик; М. Садовое (Куйбышево), меловые холмы, 25 V 1975, В. М. Косых; Бахчисарайский р-н, склоны над Новопавловкой, на границе виноградника и степного склона, 2 V 1977, № 1719, Е. Мордак и Л. Свешникова; Ласпи, по краю поля, май 1977, № 1706, Е. Мордак и Л. Свешникова.

ЛИТЕРАТУРА

Вахтина Л. И., Кудряшова Г. Л. (1978). Цитотаксономические заметки о некоторых крымских видах рода *Allium* L. (*Liliaceae*). Бот. ж., 63, 5. — Введенский А. И. (1935). Род *Allium* L. В кн.: Флора СССР, 4. М.; Л., Изд. АН СССР. — Вульф Е. В. (1930). Флора Крыма, 1, 3. Л., Изд. Никит. бот. сада. — Закирова Р. О., Вахтина Л. И. (1974). Цитофотометрическое и кариологическое изучение некоторых видов *Allium* подрода *Melanocrommyum* (Webb et Berth.) Wendelbo секции *Melanocrommyum*. Бот. ж., 59, 12. — Омельчук Т. Я. (1962а). Нові види роду цибуля (*Allium* L.) у флоры України. Укр. бот. ж., 19, 2. — Омельчук Т. Я. (1962б). Систематичний склад цибуль України. (Рід *Allium* L.). Укр. бот. ж., 19, 3. — Омельчук-Мякушко Т. Я. (1976). Конспект сем. *Alliaceae* J. Agardh европейской части СССР. Нов. сист. высш. низш. раст. (Киев), 3. — Омельчук-Мякушко Т. Я. (1979). Род *Allium* L. В кн.: Флора европ. части СССР, 4. Л., Наука. — Привалова Л. А. (1972). Род *Allium* L. В кн.: Определитель высших растений Крыма. Л., Наука. — Привалова Л. А., Прокудин Ю. Н. (1959). Дополнение к 1 тому «Флоры Крыма». Ялта, Изд. Никит. бот. сада. — Чешмеджиев Ил. (1978). Нови материали от роду *Allium* L. Научн. тр. Висш. сельскостопа. инст. В. Коларов, 23, 1. Пловдив. — Boissier E. (1884). Flora Orientalis, 4. Basileae, Genevae et Lugduni. — Stearn W. T. (1978). European species of *Allium* and allied genera of *Alliaceae*: a synonymic enumeration. Ann. Mus. Goulandris, 4. Cambridge. — Stearn W. T. (1980). A genus *Allium* L. In: Flora Europaea, 5. Cambridge. — Tenore M. (1824). Flora Napolitana 3. Napoli.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград

Получено 11 I 1981.

НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 005 : 665.347.4 (597)

Ву Суан Фынг

НОВЫЕ ВИДЫ СЕМЕЙСТВА *LAMIACEAE* ИЗ ВЬЕТНАМА

VU SUAN FYNG. NEW SPECIES OF THE FAMILY *LAMIACEAE* OF THE FLORA OF VIET-NAM

Приводятся описания четырех новых видов сем. *Lamiaceae* из Вьетнама.

Plectranthus saphinensis V. X. Phuong sp. nov. — Herba erecta, 60—70 cm alta; caulis obtuse tetragonus, ramosus, glaber, in parte superiore pallide violaceo tinctus; folia ovata vel ovato-lanceolata, 7—10 cm lg., 3—4.5 cm lt., apice acuta, basi rotundata vel obtusata, margine crenata, utrinque glabra, pallide violacea, sed subtus sparse purpureo-glandulosa, nervis lateralibus 5—7-jugis; petioli 2—4 cm lg. Inflorescentia paniculata, terminalis, 20—30 cm lg.; cymae numerosae, laxe dispositae; bracteae lineari-lanceolatae, cito caducae; calyx campanulatus, 2 mm lg. et 1 mm lt., fructificatione auctus ad 6—7 mm lg. et 2—3 mm lt., bilabiatus, labio superiore tridentato, dente medio majore apice rotundato, dentibus lateralibus brevioribus ovatis acutis, labio inferiore bidentato, dentibus elongatis apice subulato-acutatis; corolla lucide rosea, 10—15 mm lg., extus pubescens et glandulosa, intus glabra; limbus bilabiatus, labio superiore tetralobato, lobulis brevibus aequalibus, inferiore elongato cymbiformi; stamina 4, inclusa, filamentis filiformibus glabris, antheris ellipsoideis bilocularibus; discus obliquus, lobis anticis paulo elongatis; ovarium glabrum; stylus stamina paulo superans, glaber, apice aequaliter bifidus. Nuculae ovoideae, 1.5 mm lg., nitide nigrae (fig. 1).

Typus: Vietnam, prov. Ha tuyen, Sa phin, 15 IX 1977, № 294B, Vu Xuan Phuong (HN).

Affinitas. *P. bernardii* Doan affinis, sed calyce glabro dense purpureo-glanduloso, corollae tubo longiore et staminibus inclusis differt.

Прямостоячее травянистое растение 60—70 см выс.; стебель тупо-четырехгранный, ветвистый, голый, в верхней части бледно-фиолетовый; листья яйцевидные или яйцевидно-ланцетные, 7—10 см дл., 3—4.5 см шир., на верхушке острые, у основания закругленные или тупые, по краю городчатые, с обеих сторон голые, бледно-фиолетовые, но снизу с рассеянными пурпурными железками; боковых жилок 5—7 пар; черешки 2—4 см дл. Соцветие метельчатое, конечное, 20—30 см дл., с многочисленными рыхло расположенными полузонтиками; прицветники линейно-ланцетные, рано опадающие; чашечка колокольчатая, 2 мм дл. и 1 мм шир., при плодах удлиняющаяся до 6—7 мм дл. и 2—3 мм шир., двугубая; верхняя губа трехзубчатая, с более крупным, на верхушке закругленным средним зубцом и с более короткими яйцевидными острыми боковыми зубцами; нижняя губа двузубчатая, с удлиненными, на верхушке шиловидно заостренными зубцами; венчик светло-розовый, 10—15 мм дл., снаружи опушенный и железистый, внутри голый; отгиб двугубый; верхняя губа из 4 коротких лопастей одинаковой длины; нижняя губа удлиненная, лодочкообразная; тычинок 4, не выступающих из зева, с голыми нитевидными нитями и эллиптическими двухгнездными пыльниками; диск неравнобокий, с передними лопастями, немного удлиненными; завязь голая; столбик немного превышает тычинки, голый, на верхушке с двураздельным рыльцем. Орешки яйцевидные, блестяще-черные (рис. 1).

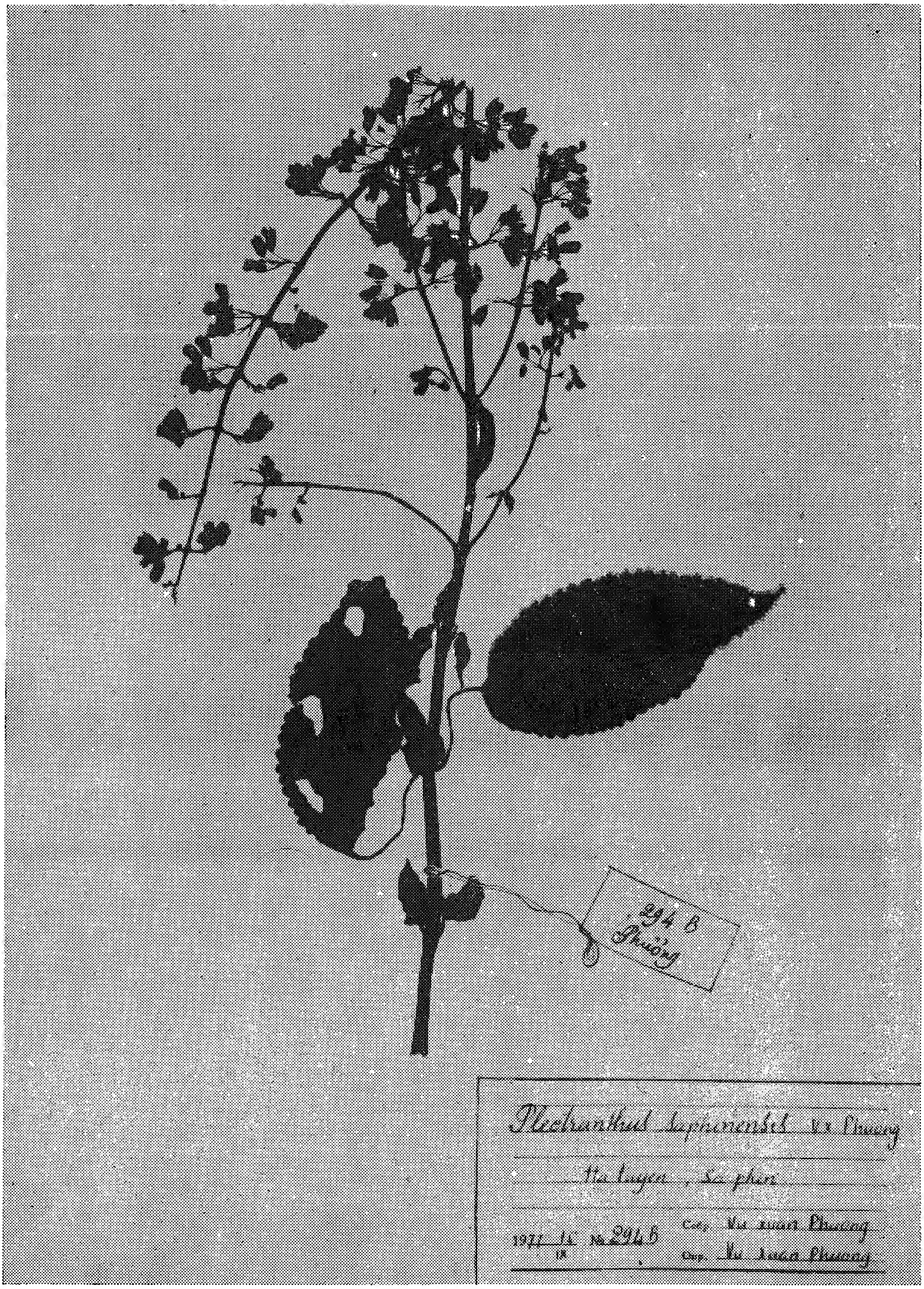


Рис. 1. *Plectranthus saphinensis*. Тип вида.

Тип: Вьетнам, пров. Ха туен, Ша фин, 15 IX 1977, № 294B, Ву Суан Фынг (HN).

Родство. Близок к *P. bernardii* Doan, но отличается от него густо пурпурно-железистой чашечкой без простых волосков, более длинной трубкой венчика и не выступающими из зева венчика тычинками.

Plectranthus daoi V. X. Phuong sp. nov. — Herba erecta, 60—80 cm alta; caulis rugosus, subteres, pilis longis flexuosis septatis rigidis sparse tectus; folia ovata vel lanceolata, 4—6 cm lg., 2—3 cm lt., apice acuminata, basi obtusa vel subcordata, margine regulariter crenata, gracilia, utrinque glandulo-hispida et dense tomentosa, subtus sparse glandulosa, nervis lateralibus 4-jugis; petioli 1.5—3.5 cm lg. Inflorescentia paniculata, terminalis, 15—25 cm lg., cymis

3—5-floribus brevipedunculatis, pedunculis 1—2 mm lg.; bracteae lineares, 1.5—2 mm lg., tomentellae et pilis rigidis septatis sparse tectae; calyx campanulatus, 2—2.5 mm lg., extus dense tomentosus et hispidus, intus pilis annulatim dispositis, fructificatione auctus ad 4—6 mm lg., bilabiatus, labio superiore tridentato, dente medio majore apice rotundato, dentibus lateralibus lanceolatis, labio inferiore bidentato, dentibus anguste lanceolatis; corolla 7—10 mm lg., extus sparse pubescens, limbo bilabiato, labio superiore lobulis 4 aequilongis, labio inferiore elongato-elliptico cymbiformi; stamina 4, inclusa, filamentis glabris, discus obliquus, lobis anticis paulo elongatis; ovarium glabrum; stylus stamina paulo superans, apice aequaliter bifidus. Nuculae subrotundatae, 0.5—0.7 mm in diam., nitide nigra (fig. 2).

Typus: Vietnam, prov. Hoang lien son, Than uyen, 10 IV 1971, sine numero, Nguyen Kim Dao (HN).

Affinitas. Speciei *P. coleoides* Benth. affinis, sed cymis 3—5-floribus brevipedunculatis, labio inferiore corollae tubo brevior, caulibus et foliis pilis tomentosis et hispidis tectis differt.

Прямостоячее травянистое растение 60—80 см выс.; стебель морщинистый, почти цилиндрический, рассеянно покрытый длинными, извилистыми, членистыми, жесткими волосками; листья яйцевидные или ланцетные, 4—6 см дл., 2—3 см шир., на верхушке заостренные, у основания тупые или немного сердцевидные, по краю правильно городчатые, тонкие, с обеих сторон железисто-жестковолосистые и густовойлочные, снизу с рассеянными железками; боковых жилок 4 пары; черешки 1.5—3.5 см дл. Соцветие метельчатое, конечное, 15—25 см дл., с 3—5-цветковыми полузонтиками на коротких (1—2 мм дл.) ножках; прицветники линейные, 1.5—2 мм дл., рассеянно покрытые войлочком и жесткими членистыми волосками; чашечка колокольчатая, 2—2.5 мм дл., снаружи густовойлочная и жестковолосистая, внутри с волосками, расположенными поперечным кольцом, при плодах удлиняющаяся до 4—6 мм дл., двугубая; верхняя губа трехзубчатая, с более крупным закругленным на верхушке средним зубцом и ланцетными боковыми зубцами; нижняя губа с 2 узколанцетными зубцами; венчик 7—10 мм дл., снаружи рассеянно-опушенный, с двугубым отгибом, верхняя губа с 4 небольшими лопастями одинаковой длины, нижняя губа продолговато-эллиптическая, лодочковидная; тычинок 4, не выступающих из зева венчика, с голыми тычиночными нитями; диск косой, с немного удлиняющимися передними долями; завязь голая; столбик немного превышает тычинки, на верхушке с двураздельным рыльцем. Орешки почти округлые, 0.5—0.7 мм в диам., блестяще-черные (рис. 2).

Тип: Вьетнам, пров. Хоанг льен шон, Тхан уэн, 10 IV 1971, без номера, Нгуен Ким Дао (HN).

Родство. Близок *P. coleoides* Benth., но отличается от него 3—5-цветковыми полузонтиками на очень коротких ножках, нижней губой короче трубки венчика, стеблями и листьями, покрытыми войлочком и жесткими волосками.

Rabdosia dakglayensis V. X. Phuong sp. nov. — Herba erecta, 60—100 cm alta caulis tetragonus, pubescens; folia ovata vel rhomboidea, 3—5 cm lg., 1.5—2.5 cm lt., apice acuminata, basi ad petiolum cuneato-attenuata, margine serrata, supra sparse puberulae, subtus dense fulvo-tomentosae, nervis lateralibus 3-jugis, petiolis 1—1.5 cm lg. Inflorescentia paniculata, terminalis, 20—40 cm lg.; cymae laxe dispositae, pedunculis 5—6 mm lg.; bracteae orbiculatae vel cordatae, 0.5—1 cm lt., supra puberulae, subtus dense fulvo-tomentosae, petiolis 3—5 mm lg.; calyx campanulatus, 1.5—2 mm lg., fructificatione auctus ad 4—5 mm lg., conspicue 10-nervis, extus dense tomentosus, dentibus 5 subaequilongis triangularibus; corolla pallide rosea, 4—5 mm lg., extus puberula, intus glabra, tubo basi gibbo, limbo bilabiato, labio superiore recto plano 4-lobulato, lobulis brevibus ae quilongis, labio inferiore elongato elliptico cymbiformi; stamina 4, didynama, inclusa; stylus filiformis, apice bifidus; ovarium glabrum. Nuculae ovoideae, 0.8 mm lg., 0.5 mm lt., nitide brunneae, leves (fig. 3).

Typus: Vietnam, prov. Gialai-Kongtum, Dakglay, Ngoclinh, 19 III 1978, № 370, Vu Xuan Phuong (HN).

Affinitas. *R. inflexae* (Thunb.) Hara affinis, sed bracteis orbiculatis vel cordatis et calyce dense tomentoso differt.

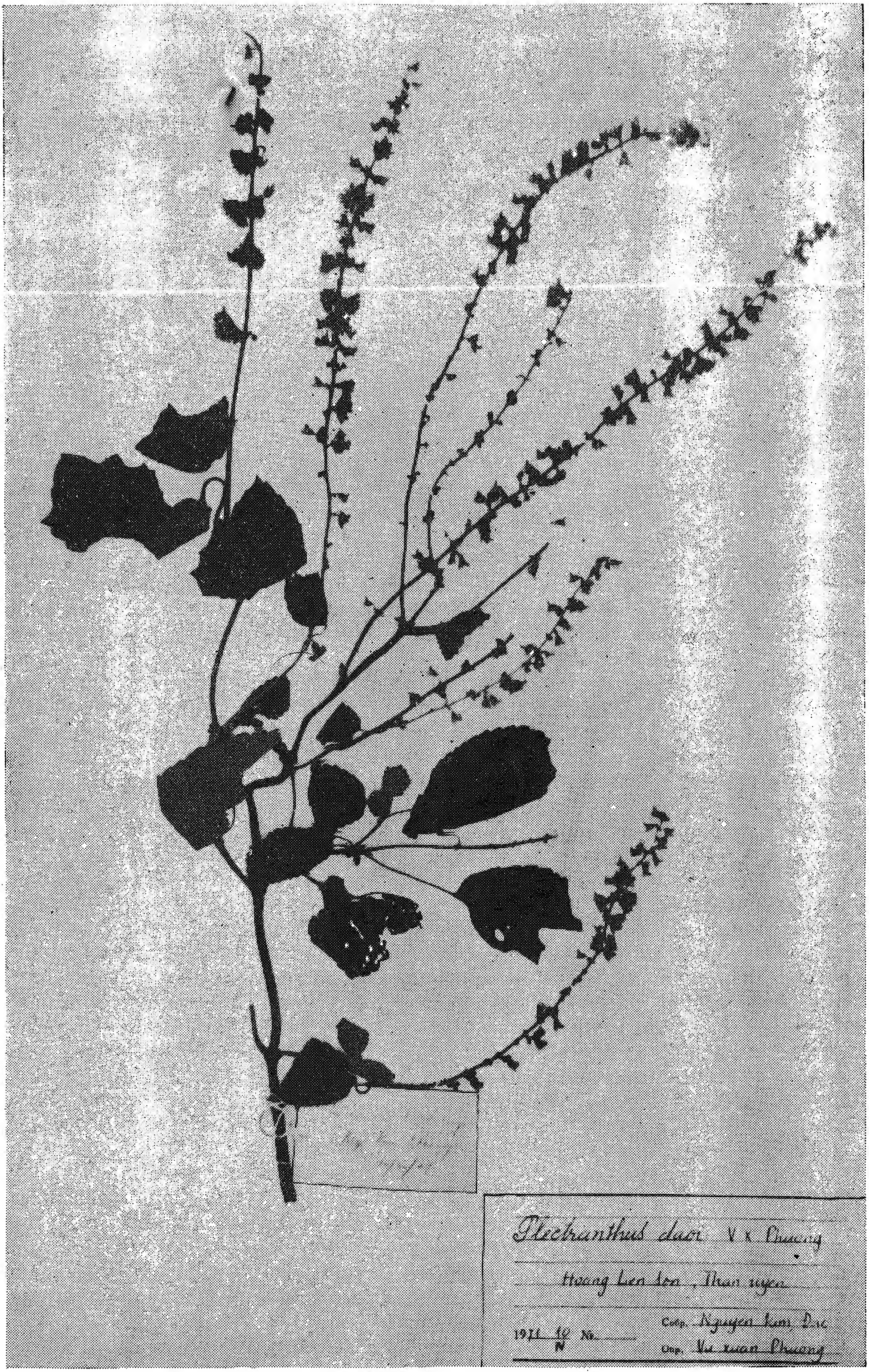


Рис. 2. *Plectranthus daoi*. Тип вида.

Прямостоячее травянистое растение 60—100 см выс.; стебель четырехгранный, опушенный; листья яйцевидные или ромбовидные, 3—5 см дл., 1.5—2.5 см шир., на верхушке заостренные, у основания к черешку клиновидно оттянутые, по краю пильчатые, сверху рассеянно-пушистые, снизу густо рыжевато-войлочные; боковые жилки в числе 3 пар; черешки 1—1.5 см дл. Соцветие метельчатое, конечное, 20—40 см дл., из рыхло расположенных полузонтиков; цветоножки 5—6 мм дл.; прицветники округлые или сердцевидные, 0.5—1 см шир., сверху опушенные, снизу густо рыжевато-войлочные, с черешками 3—5 мм дл.; чашечка колокольчатая, 1.5—2 мм дл., при плодах удлиняющаяся до 4—5 мм дл., с 10 ясными жилками, снаружи густовойлочная, с 5 треугольными зубцами почти одинаковой длины; венчик бледно-розовый, 4—5 мм дл., снаружи опушенный, внутри голый, с вздутой близ основания трубкой и двугубым отгибом; верхняя губа прямая, плоская, с 4 короткими зубчиками одинаковой длины; нижняя губа удлиненная, эллиптическая, лодочкообразная; тычинок 4, двусильных, не выступающих из венчика; столбик нитевидный, на верхушке двураздельный; завязь голая. Орешки яйцевидные, 0.8 мм дл., 0.5 мм шир., блестяще коричневые, гладкие (рис. 3).

Тип: Вьетнам, пров. Жалай-Конгтин, Дакглей, Нгок лин, 19 III 1978, № 380, Ву Суан Фынг (HN).

Родство. Близок к *R. inflexa* (Thunb.) Hara, но отличается округлыми или сердцевидными прицветниками и густовойлочной чашечкой.

Mosla tamdaoensis V. X. Phuong sp. nov. — Herba erecta, 15—30 cm alta; caulis tetragonus, ramosus, glabriusculus; folia ovata, 1.2—2.5 cm lg., 0.6—1.2 cm lt., apice obtusa vel acuta, margine crenata, basi attenuata vel cuneata, utrinque glabra, subtus sparse glandulosa; petioli 4—6 mm lg. Racemi terminales vel axillares, 5—8 cm lg., verticellastribus bifloris; bracteae ovato-lanceolatae, utrinque glabrae, 8—12 mm lg., 4—6 mm lt., apice acuminatae, nervis 2 parallelicis, subtus sparse glandulosae; pedicelli breves, circa 1—1.5 mm lg., pubescentes; calyx campanulatus, ca 1.5—2 mm lg., fructificatione 4—5 mm lg., extus pubescens, bilabiatus, dentibus posticis 3 triangularibus subaequalibus, anterioribus 2 lanceolatis longioribus; corolla rosea, circa 3 mm lg., extus puberula, intus glabra, limbo bilabiato; labium superius rectum, apice emarginatum; labium inferius trilobatum, lobo medio majore apice rotundato, lobis lateralibus minoribus rotundis; stamina 4, didynama, inclusa, 2 antica longiora, antheris ovoideis bilocularibus, 2 postica reductis; ovarium glabrum; stylus glaber, apice aequaliter bifidus. Nuculae atro-brunneae, subglobosae, ca 1 mm in diam., reticulatae (fig. 4).

Typus: Vietnam, prov. Vinh Phu, Tam dao, 25 V 1977, № 139, Vu Xuan Phuong (HN).

Affinitas. *M. bracteatae* Doan affinis, sed bracteis ovato-lanceolatis, nervis 2 parallelicis differt.

Прямостоячее травянистое растение 15—30 см выс.; стебель четырехгранный, ветвистый, почти голый; листья яйцевидные, 1.2—2.5 см дл., 0.6—1.2 см шир., на верхушке тупые или острые, по краю городчатые, у основания оттянутые или клиновидные, с обеих сторон голые, снизу с рассеянными железками; черешки 4—6 мм дл. Кисти конечные или пазушные, 5—8 см дл., состоящие из двухцветковых колец; прицветники яйцевидно-ланцетные, с обеих сторон голые, 8—12 мм дл., 4—6 мм шир., на верхушке заостренные, с 2 параллельными жилками, снизу с рассеянными железками; цветоножки короткие, около 1—1.5 мм дл., опушенные; чашечка колокольчатая, около 1.5—2 мм дл., при плодах 4—5 мм дл., снаружи опушенная, двугубая, с 3 треугольными почти равными задними зубцами и 2 более длинными ланцетными передними; венчик розовый, около 3 мм дл., снаружи опушенный, внутри голый, с двугубым отгибом; верхняя губа прямая, на верхушке выемчатая; нижняя губа трехлопастная, с более крупной, на верхушке закругленной средней лопастью и более мелкими, округлыми боковыми лопастями; тычинок 4, двусильных, не выступающих из венчика, из них 2 передние более длинные, с яйцевидными двугнездными пыльниками, а 2 задние редуцированные; завязь голая; столбик голый, на верхушке разделенный на 2 одинаковые ветви. Орешки темно-коричневые, почти шаровидные, около 1 мм в диам., с сетчатой скульптурой (рис. 4).

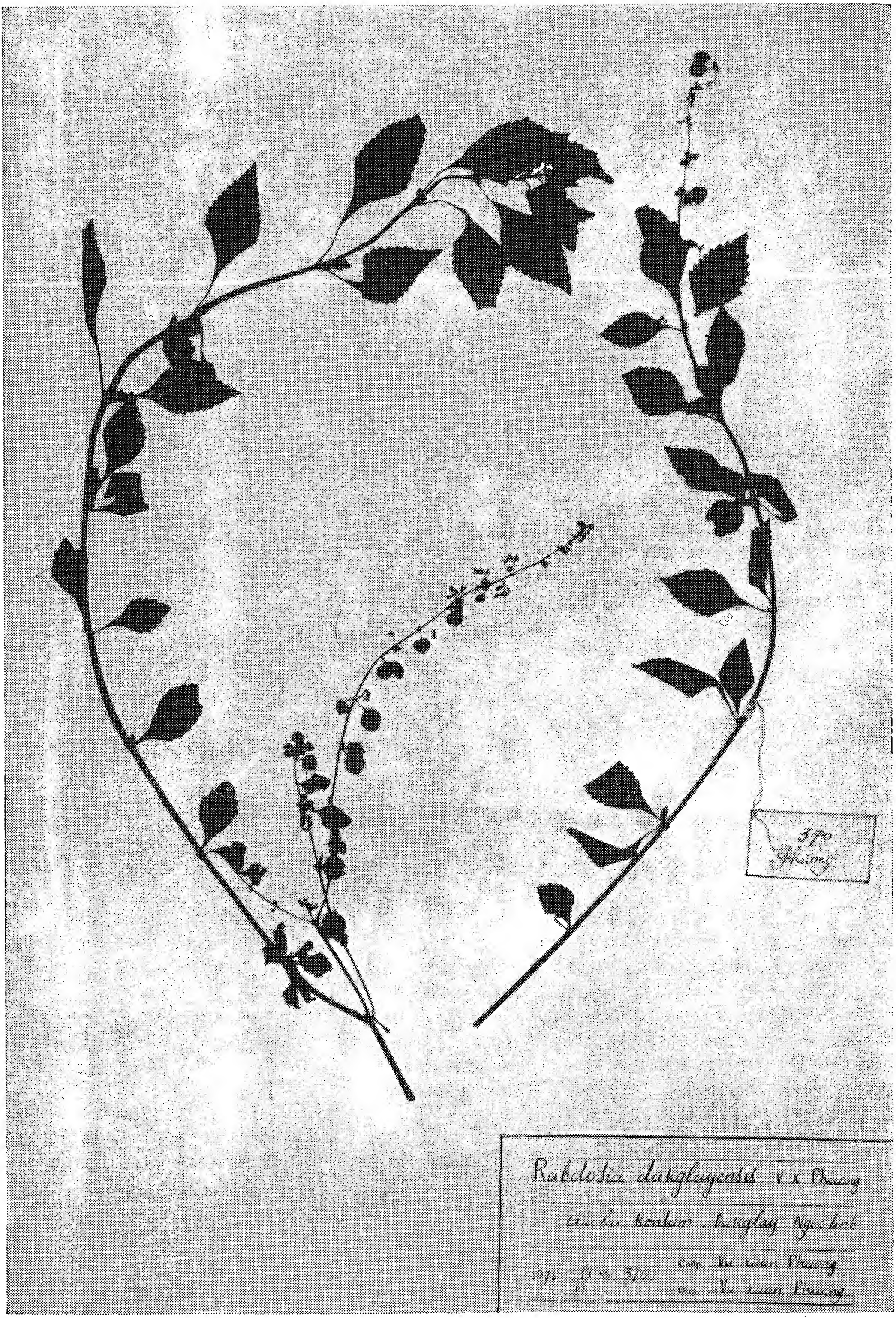


Рис. 3. ***Rabdosia dakglayensis*.** Тип вида.

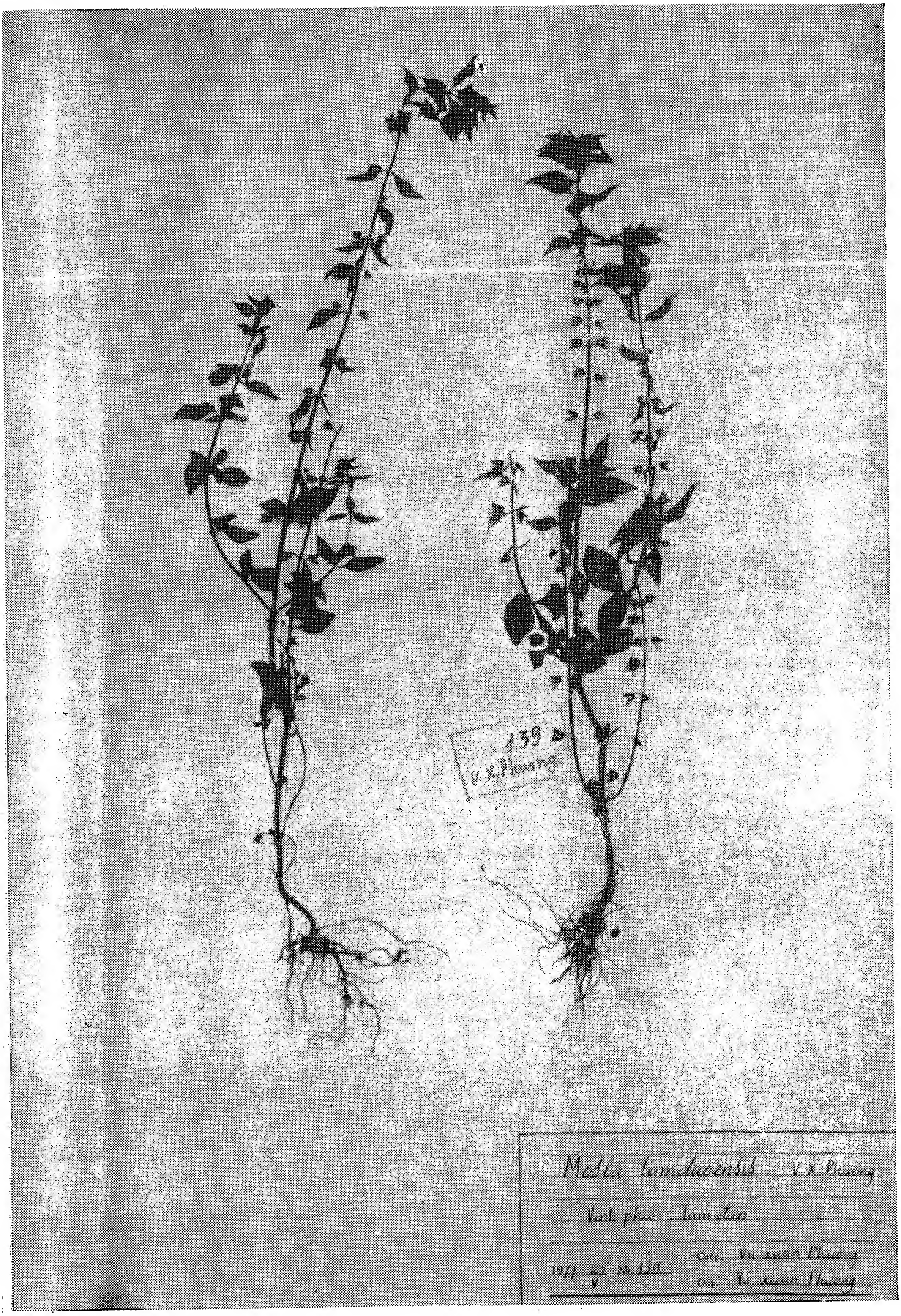


Рис. 4. *Mosla tamdaoensis.* Тип вида.

Тип: Вьетнам, пров. Винь Фу, Там дао, 25 V 1977, № 139, Ву Суан Фынг (HN).

Родство. Близок к *M. bracteatae* Doan, но отличается яйцевидно-ланцетными прицветниками с двумя параллельными жилками.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 19 V 1981.

УДК 582.542 (571.52)

М. Н. Ломоносова, И. М. Красноборов

НОВЫЙ ВИД РОДА *ELYTRIGIA (POACEAE)* ИЗ ТУВИНСКОЙ АССР

M. N. LOMONOSOVA, I. M. KRASNOBOROV.

A NEW SPECIES OF THE GENUS *ELYTRIGIA* (*POACEAE*) FROM THE TUVANIAN ASSR

Приводятся русский и латинский диагнозы *Elytrigia kaachemica* из Тувинской АССР.

При критическом просмотре злаков из Тувинской АССР в Гербарии Центрального сибирского ботанического сада СО АН СССР мы обратили внимание на образцы, которые были определены как *Agropyron alatavicum* Drob. (*Elytrigia alatavica* (Drob.) Tzvel.). После детального изучения этого материала и просмотра гербария по роду *Elytrigia* Desv. в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова АН СССР оказалось, что тувинские образцы относятся к еще не известному для науки виду из секции *Hyalolepis* Nevski рода *Elytrigia*, представители которой распространены в высокогорьях Средней и Центральной Азии, т. е. на значительном удалении от бассейна Малого Енисея, где была обнаружена популяция нового вида. Ниже приводится описание этого вида.

Elytrigia kaachemica Lomonosova et Krasnob. sp. nov. — Planta perennis, 30—45 cm alta, dense caespitosa. Caules geniculati. Folia subglaucescentia, plana, ad 2 mm lata, subtus glabra, supra levia vel scabrida. Spicae strictae vel subnutantes, laxae. Glumae 5—7 mm longae, lanceolatae, trinerves, lemmatibus accumbentibus duplo breviores. Lemmata 10 mm longa, tota superficie semipatenter pilosa, apice arista 4—5 mm longa armata.

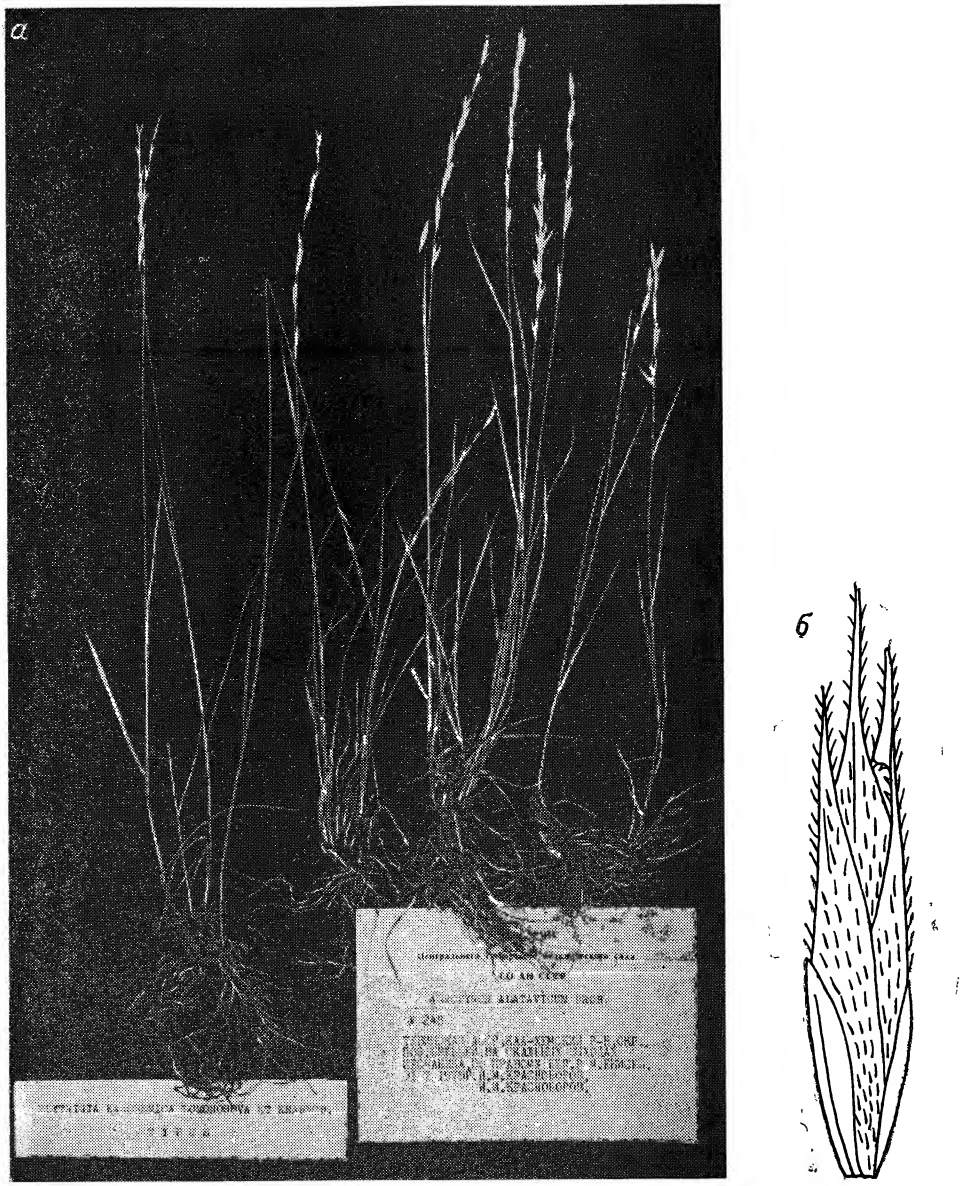
Typus: RSSA Tuva, distr. Kaa-Chemensis, in viciniis pagi Belbej, in saxis arenaceis denudatis, ad ripam dextram fl. Jenissej Minor, 31 VII 1975, I. M. Krasnoborov, I. I. Krasnoborov (NS).

Affinitas. Species nova *E. alatavicae* (Drob.) Nevski affinis, a qua tamen foliis angustis planisque (nec convolutis), glumis minoribus trinervibus (nec quinquenervibus), lemmatibus longe aristatis (arista 4—5 mm, nec 2—3 mm longa) pilis tenuioribus tenerioribusque quam in *E. alatavica* obtectis differt. Planta in toto habitum mesophilum praebet.

Многолетнее растение 30—45 см выс., образует густые дерновины. Стебли коленчато изогнутые. Листья слегка сизоватые, плоские, до 2 мм шир., снизу голые, сверху гладкие или слегка шероховатые. Колосья прямые или слабо поникающие, редкие. Колосковые чешуи 5—7 мм дл., ланцетные, с 3 жилками, в 2 раза короче прилежащих нижних цветковых чешуй. Нижние цветковые чешуи 10 мм дл., по всей поверхности полуоттопыренно волосистые, на верхушке с остью 4—5 мм дл. (см. рисунок).

Тип: Тувинская АССР, Каа-Хемский р-н, окр. пос. Бельбей, на скальных выходах песчаника, по правому берегу р. Малый Енисей, 31 VII 1975, И. М. Красноборов, И. И. Красноборов (NS).

Родство. Наиболее близок к *E. alatavica* (Drob.) Nevski, от которой хорошо отличается узкими и плоскими (а не свернутыми) листьями, более мелкими колосковыми чешуями с 3 (а не с 5) жилками, длинными остями нижних



Elytrigia kaachemica.
а — общий вид, *б* — колосок.

цветковых чешуй (4—5, а не 2—3 мм дл.), а также характером опушения нижних цветковых чешуй, которые покрыты более тонкими и нежными волосками, чем у *E. alatavica.* В целом все растение имеет мезофильный облик. Кроме морфологических признаков, *E. kaachemica* отличается и экологией; произрастает в лесостепном поясе, тогда как *E. alatavica* — высокогорный вид.

Пользуясь случаем, выражаем благодарность Н. Н. Цвелеву за ценные советы, полученные нами во время работы.

ЛИТЕРАТУРА

Цвелев Н. Н. (1968). Злаки. В кн.: Растения Центральной Азии, 4. Л., Наука. — Цвелев Н. Н. (1976). Злаки СССР. Л., Наука.

Центральный сибирский ботанический сад
СО АН СССР,
Новосибирск.

Получено 4 XII 1981.

УДК 005 : 576.16 : 582.998 (235.211)

А. В. Денгубенко

НОВЫЙ ВИД РОДА *TARAXACUM (ASTERACEAE)* С ШУГНАНСКОГО ХРЕБТА (ЗАПАДНЫЙ ПАМИР)

A. V. DENGUBENKO. A NEW SPECIES OF THE GENUS *TARAXACUM* (*ASTERACEAE*) FROM THE SHUGNAN MOUNTAIN RANGE (WEST PAMIR)

Приведено описание нового вида *Taraxacum guntense* с Шугнанского хребта.

При обработке флоры юго-западной оконечности Шугнанского хребта, являющейся предметом наших специальных исследований, выявлен новый вид рода *Taraxacum* Wigg. Ниже приводится его описание.

Taraxacum guntense Dengubenko sp. nov. — Planta 15—25 cm alta, radice multicipite, collo pilis rufulis parcis obtecto. Folia 10—25 cm longa, 0.7—1.0 cm lata, glabra, nervis cyanescentibus, ab integris ad haud profunde dentata, dentibus non crebris integerrimis reflexis apice abrupte acuminatis, lacinia terminali 2—5 cm longa lanceolata. Scapi sub calathidio glabri; calathidoirum involucra 1.5—2 cm longa, phyllis nigrescentibus margine albo-paleaceis, exterioribus ab ovato-lanceolatis ad oblongo-ovales, 0.6—0.8 cm longis, 0.3—0.4 cm latis, sub apice vix vel non corniculatis, interioribus oblongo-linearibus, exterioribus, duplo et ultra longioribus, sub apice corniculatis. Flores flavi, corolla pilosa, marginales ligula ab interiore stria obscuriore notata praediti; stylus in triente superiore pilosus, stigmatibus subbrunnescentibus. Achenia pallide flava, glabra, longitudinaliter sulcata, in quadrante superiore parce muricata et papillosa, ca 5 mm longa, pyramide 0.8—1 mm longa, rostello 5—6 mm longo, pappo albo, 7—8 mm longo.

Typus: Extremitas austro ocidentalis jugi Schugnanici, in angustiis Bogivdara, in glareosis, regio montana superior, 3700—4000 m. s. m., 15 VIII 1977, n° 3483, A. V. Dengubenko (LE).

Paratypi: Ibidem, 14 VIII 1977, n° 3474, idem; ibidem, 21 VIII 1978, n° 4623, idem.

Affinitas. Species *T. wendelboano* Van Soest affinis, a quo tamen scapis glabris et involucri phyllis manifeste corniculatis (nec calloso-incrassatis) differt. A *T. stanjukoviczii* Schischk. foliis subintegris haud crebro denticulatis (nec grosse dentalis vel haud profunde pinnatipartitis), corollis pilosis (nec subglabris) et achenio majore (ca 5 mm, nec 3.5—4 mm longo) distinguitur.

Растение 15—25 см выс., с многоглавым корнем; корневая шейка покрыта небольшим количеством рыжеватых волосков. Листья 10—25 см дл., 0.7—1 см шир., голые, с синеватыми жилками, от цельных до неглубокозубчатых, с редкими цельнокрайными вниз отклоненными зубцами, резко заостренными к верхушке; конечная доля 2—5 см дл., ланцетная. Цветочные стрелки под корзинкой голые; обертки корзинок 1.5—2 см дл., с черноватыми белопленчато окаймленными листочками; наружные листочки от яйцевидно-ланцетных до продолговато-овальных, 0.6—0.8 см дл., 0.3—0.4 см шир., под верхушкой с небольшими рожками или без них, внутренние продолговато-линейные, в 2 раза и более длиннее наружных, под верхушкой с рожками. Цветки желтые, с опушенным венчиком, краевые на нижней стороне язычков с темной полоской; столбик со слегка коричневыми рыльцами, опушен в верхней трети. Семянки светло-желтые, голые, с продольными бороздками и в верхней четверти с немногочисленными острыми бугорками и сосочками, около 5 мм дл., с пирамидкой 0.8—1 мм дл.; носик 5—6 мм дл.; хохолок белый, 7—8 мм дл.

Тип: Юго-западная оконечность Шугнанского хребта, ущелье Богив-дара, на галечниках в верхнем горном поясе, 3700—4000 м над ур. м., 15 VIII 1977, № 3483, А. В. Денгубенко (LE).

Паратипы: Там же, 14 VIII 1977, № 3474, она же; там же, 21 VIII 1978, № 4623, она же.

Родство. Близок к *T. wendelboanum* Van Soest, от которого отличается голыми цветочными стрелками и хорошо выраженными рожками (а не мозолистыми утолщениями) на листочках обертки. От *T. stanjukoviczii* Schischk. отличается почти цельными с небольшими редкими зубцами (а не крупнозубчатыми или неглубоко перистораздельными) листьями, опушенными (а не почти голыми) венчиками и более крупной (около 5, а не 3.5—4 мм дл.) семянкой.

Памирский биологический институт,
Хорог.

Получено 8 II 1982.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 581.9 : 582.542.2 (571.651.8)

Т. Г. Полозова

О НАХОДКЕ СТЕПНОГО ВИДА *CAREX DURIUSCULA (CYPERACEAE)* НА ОСТРОВЕ ВРАНГЕЛЯ

T. G. POLOZOVA. ON THE FINDING OF THE STEPPE SPECIES *CAREX DURIUSCULA CYPERACEAE*) IN THE WRANGEL ISLAND

Сообщается о находке американо-азиатского степного вида *Carex duriuscula* на о-ве Врангеля. Кратко характеризуются физико-географические условия и растительность в двух пунктах, где этот вид был обнаружен, приводятся геоботанические описания и некоторые сведения о структуре сообществ, где доминирует *C. duriuscula.* Определяется место этих сообществ среди других, принадлежащих степному типу растительности.

Остров Врангеля расположен в подзоне арктических тундр (Александрова, 1977). Для растительности острова характерно широкое распространение на плакорах или местоположениях, аналогичных плакорам, осоково-моховых (с *Carex lugens*,[1] *Tomenthypnum nitens*, *Aulacomnium turgidum*, *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*), ивнячково-осоково-моховых (с низкорослой *Salix pulchra*), ивнячково-травяно-моховых (с *S. reptans* в верхнем ярусе), шпалерно-ивковых (из *S. glauca*), разнотравно-дриадовых (с доминированием *Dryas punctata* на кислых и *D. integrifolia* — на карбонатных породах) тундр (Городков, 1943, 1958; Петровский, 1967). В нижних частях южных склонов довольно обычны низкотравные сообщества из арктоальпийских криоксерофитов, местами с примесью настоящих степных (*Festuca lenensis*) и лугово-степных (*Carex obtusata*, *Pulsatilla multifida*, *Silene repens*), видов местонахождения которых на о-ве Врангеля в отрыве от их основного ареала являются реликтовыми (Юрцев, 1974). Изучение этих сообществ представляет интерес для палеогеографии Берингии, позволяя реконструировать криоксеротические ландшафты, распространенные в эпохи регрессий моря и осушения шельфа (Петровский, Юрцев, 1970; Петровский, 1978).

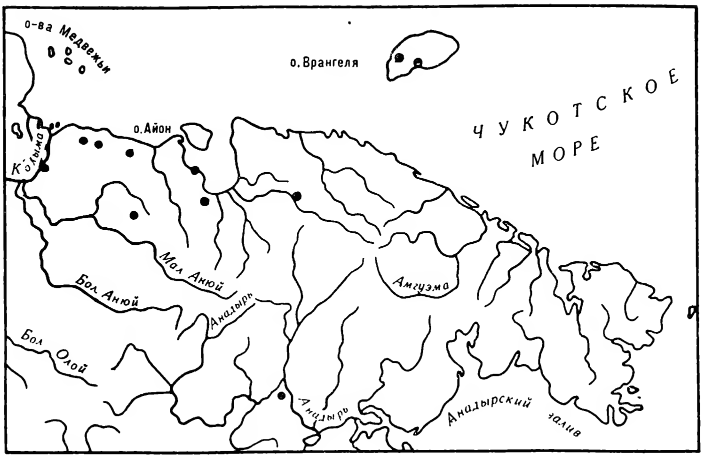
К известным до сих пор находкам степных растений на о-ве Врангеля (Петровский, 1973) в 1979 г. прибавилась еще одна: в двух пунктах (бухта Сомнительная и нижнее течение р. Гусиной) нами вместе с В. В. Петровским[2] впервые найдена *Carex duriuscula* C. A. Mey. — один из основных доминантов степных сообществ Забайкалья, Северной Монголии, Центральной Якутии, бассейнов рек Яны и Индигирки, верховий р. Колымы, бассейна р. Юкона и прерий Северной Америки. В тундровой зоне известно несколько местонахождений этого вида на Западной Чукотке в подзонах южных и типичных тундр (см. рисунок).

Первое местонахождение на о-ве Врангеля обнаружено в долине р. Гусиной, в 10 км от ее устья (западная часть острова). Ширина долины в этом месте около 3.5 км. Долина окаймлена горами высотой до 600—700 м над ур. м., сложенными

---

[1] Латинские названия сосудистых растений даны по флористическому списку в работе Б. А. Юрцева и др. (1979), листостебельных мхов — по «Определителю листостебельных мхов Арктики СССР» А. Л. Абрамовой и др. (1961), лишайников — по «Определителю лишайников СССР».

[2] В данной работе, помимо собственных материалов, автором были использованы геоботанические описания и флористические списки В. В. Петровского, за предоставление которых, а также за консультации во время полевых работ и при написании статьи автор приносит ему свою благодарность.



Местонахождения *Carex duriuscula* на Чукотке, по Б. А. Юрцеву (1974), с добавлением находок на о-ве Врангеля.

осадочными породами основного и среднего составов; в гораздо меньшей степени распространены выходы кислых пород. Окружающими горами долина закрыта как от северных, так и от южных господствующих ветров, так как в общем она простирается с востока на запад. Вдоль левого берега реки тянется низкая заболоченная пойменная терраса с небольшими озерками, сырыми осочниками, моховыми пушицевыми болотцами и сырыми осоковыми ивняками из *Salix reptans* и *S. lanata* ssp. *richardsonii* (высотой до 0.5 м). Левый борт долины образован крутыми склонами примыкающего к долине небольшого горного хребта. На этих склонах (общая экспозиция — северная) развиты пятнистые полигональные кустарничково-разнотравные моховые или мохово-лишайниковые тундры (покрытие до 75—80%); в них доминируют *S. reptans*, *S. rotundifolia*, *Dryas integrifolia*, *D. octopetala* s. l., в группе разнотравья заметную роль играют *Valeriana capitata*, *Parrya nudicaulis*, *Astragalus umbellatus*, *Saxifraga hirculus*, *Papaver lapponicum* ssp. *porsildii* и др. — всего около 35 видов; довольно большое место в этих сообществах занимают злаки — *Poa arctica*, *Arctagrostis latifolia*, *Alopecurus alpinus* ssp. *borealis*, *Festuca hyperborea*, *F. baffinensis*.

На правом берегу русло вплотную подходит к обрывистому краю надпойменной террасы высотой 8—10 м над урезом реки. Поверхность террасы постепенно переходит в пологий шлейф горного склона. Общая экспозиция макросклона — южная. На выпуклых краевых участках этой террасы на суглинке, почти лишенном щебня, развиты разнотравно-осоковые сообщества, где доминирует *Carex rupestris*, виды разнотравья многочисленны (около 35 видов), обладают высокой жизненностью, из них наиболее обильны *Potentilla uniflora*, *Papaver lapponicum*, *Myosotis asiatica*, а из бобовых — *Oxytropis wrangelii* (общее покрытие до 90%). Сообщества сходного видового состава с *Carex rupestris* в роли доминанта широко распространены как на прирусловых участках террасы, так и на горном шлейфе. Сомкнутость покрова в них колеблется от 30 до 90%. В некоторых вариантах редкотравных сообществ с низкой сомкнутостью значительную роль играют злаки — *Deschampsia borealis*, *Puccinellia wrightii* ssp. *colpodioides*, *Festuca hyperborea*, *F. baffinensis*, *F. brachyphylla*, *Poa glauca*, виды рода *Roegneria*. Травяные сообщества занимают участки с разнообразными формами нанорельефа: полигонально-пятнистым, солифлюкционно-полосчатым, солифлюкционно-пятнистым, гораздо реже — бугорковатым. Грунт протаивает на значительную глубину — до 60—80 см. Количество щебня в почве возрастает с увеличением высоты местности, сомкнутость же растительного покрова уменьшается.

Наряду с травяными сообществами, которые на шлейфах южного склона карбонатной гряды преобладают по площади, на этом склоне распространены также пятнистые, полосчатые и куртинные дриадовые тундры из *Dryas integri-*

folia и *D. octopetala* s. l., шпалерно-ивковые тундры из *Salix glauca* различной степени сомкнутости и с различной, но небольшой примесью мхов и лишайников; иногда встречаются смешанные диадово-ивковые сообщества с *Dryas octopetala* s. l. и *Salix glauca*. На слабо вогнутых элементах склона встречаются ивковые тундры из *S. rotundifolia* со значительной примесью мхов в местах, где дольше задерживается снег. Неглубокие ложбины стока на этом макросклоне заняты разнотравно-моховыми с *S. reptans* сообществами. Мощность сезонно-протаивающего слоя почвы в кустарничковых тундрах небольшая — всего 30—40 см.

Верхние части склонов и горные плато покрыты крайне разреженными группировками трав (покрытие 3—10%), среди них обычны *Festuca brevissima*, *Carex rupestris*, *Draba barbata*, *D. subcapitata*, *Claytonia arctica*, *Potentilla vahliana* ssp. *subvahliana*, *Saxifraga oppositifolia*, *S. caespitosa*, *Artemisia glomerata*, *A. richardsoniana*.

Сообщество с *Carex duriuscula* было обнаружено в краевой части правобережной надпойменной террасы в месте перехода ее пологой поверхности к крутому обрывистому южному склону (∠ =35°). Участок, заросший этой осокой, находится ниже бровки склона, на плоском микропонижении, образовавшемся в результате эрозии; это наиболее дренированный, хорошо прогреваемый и защищенный от северных ветров участок склона. Тщательно обследовав аналогичные местоположения на протяжении всей правобережной надпойменной террасы, мы, однако, не обнаружили других местонахождений этого вида. В сходных условиях обычно распространены осочники из *C. rupestris*, а иногда — из *C. maritima* ssp. *setina*.

Площадь сообщества осоки около 10 м^2. Общее покрытие растительности в пределах этого контура — 100% (в том числе 80% — *C. duriuscula*, 10% — злаки, 10% — мхи и лишайники). В обилии cop$_3$ встречена *C. duriuscula*; sp. — *Bromus pumpellianus*; sol. — *Poa alpigena* ssp. *alpigena*, *Rumex acetosa* ssp. *pseudoxyria*, *Minuartia rubella*, *Thalictrum alpinum*, *Potentilla uniflora* ssp. *uniflora*, *P. arenosa*, *Oxytropis wrangelii*, *Myosotis asiatica*, *Castilleja elegans*, *Erigeron komarovii*, *Artemisia richardsoniana*, *Senecio integrifolius*; un — *Cerastium beeringianum* ssp. *beeringianum*, *Rhodiola rosea*, *Saxifraga caespitosa*, *S. nivalis*, *Androsace septentrionalis*, *Pedicularis verticillata*, *P. villosa*, *Campanula uniflora*, *Artemisia furcata*, *Taraxacum phymatocarpum*. Моховой покров фрагментарный, состоит из *Distichium capillaceum*, *Tortula ruralis*, *Timmia austriaca*, *Cirriphyllum cirrosum*, *Bryum* sp., *Brachythecium* sp., *Eurhynchium pulchellum*, *Hypnum cupressiforme*, *Hypnum* sp., *Barbula icmadophila*, *Bryoerythrophyllum recurvirostre*, *Ditrichum flexicaule*. Единичные вкрапления лишайников включают *Cetraria cucullata*, *C. nivalis*, *Cladonia pyxidata*, *Physconia muscigena*.[3]

Второе местонахождение *Carex duriuscula* было обнаружено в районе бухты Сомнительной на южном побережье острова. Горы высотой 450—600 м над ур. м. широким амфитеатром окружают бухту, отступая от берега на 2—5 км. Окраинная горная цепь сложена триасовыми сланцами и аргиллитами, несколько в глубь горного массива отодвинуты отдельные выходы палеозойских известковистых песчаников. Своеобразие этого места составляет наличие большого количества относительно хорошо прогреваемых местообитаний, так как общая экспозиция склонов, обращенных к бухте, — южная; с севера, а отчасти также с запада и востока они защищены от ветров горами, поэтому в нижней части южных склонов широко развиты сообщества из травянистых криофитов с примесью степных, лугово-степных и петрофильностепных видов (*Festuca auriculata*, *F. lenensis*, *Carex obtusata*, *Silene repens*, *Poa glauca*). Почва здесь протаивает на глубину более 70 см. У подножия склонов, обращенных к бухте, распространены разнообразные по составу эвтрофные богаторазнотравные тундры и тундровые луговины.

Прибрежная равнина представляет собой террасу, сложенную суглинками. Равнина прорезана долинами рек и ручьев, которые по выходе из гор образуют обширные конусы выноса. В растительном покрове приморской равнины преобладают бугорково-пятнистые, разнотравно-осоково (*Carex lugens*)-моховые или разнотравно-лишайниково-моховые тундры с участием стелющихся ив (*Salix reptans*, *S. pulchra*, *S. glauca*). В них насчитывается от 25 до 40 видов различных травянистых двудольных (*Nardosmia frigida*, *Valeriana capitata*, *Senecio atropurpureus*, *S. frigidus*, *Saxifraga hirculus*, *Parrya nudicaulis* и др.), разнообразен состав злаков (*Deschampsia borealis*, *Alopecurus alpinus* ssp. *borealis*, *Arctagrostis latifolia*, *Poa arctica*, *P. alpigena* ssp. *alpigena* и т. д.). В этих тундрах почва протаивает на глубину 30—45 см в ложбинах между полигонами и на 60—70 см — под поверхностью суглинистых пятен. Незадернованный суглинок со щебнем занимает в них от 25 до 50% поверхности.

---

[3] Пользуемся случаем выразить признательность О. М. Афониной и И. И. Макаровой, определившим мхи и лишайники.

На щебнистых грунтах с кислой реакцией субстрата развиваются дриадовые пятнистые и куртинные тундры из *Dryas punctata* или разнотравно-осоково-моховые тундры с примесью этого вида дриады. На галечных или щебнистых террасах рек и ручьев, выносящих карбонатный материал, широко распространены сообщества из *D. integrifolia* и *Salix rotundifolia* с примесью разнообразных арктоальпийских видов (особенно из родов *Draba* и *Papaver*).

Сообщество с *Carex duriuscula* было обнаружено на слабо наклонной к югу поверхности четырехметровой суглинистой террасы, в 80 м от обрывистого морского берега и в 20 м от края долины небольшого ручья. Мерзлота — на глубине 62—67 см. Протяженность осочника с *C. duriuscula* — около 10 м. В нем доминируют два вида осоки — *C. duriuscula* и *C. obtusata* (общее покрытие 60%), покрытие лишайников — 3—5, мхов — 7—10%. С обилием сор$_3$ встречена *C. obtusata*; сор$_2$ — *C. duriuscula*; сор$_1$ —sp — *Oxytropis wrangelii*; sp — *Alopecurus alpinus* ssp. *borealis*, *Poa alpigena* var. *alpigena*, *Festuca rubra*, *Salix glauca*, *Papaver lapponicum*, *Saxifraga hirculus*, *Androsace chamaejasme* ssp. *arctisibirica*, *Pedicularis verticillata*, *Artemisia furcata*; sol. — *Trisetum spicatum* ssp. *wrangelense*, *Puccinellia angustata*, *Festuca baffinensis*, *F. hyperborea*, *Juncus biglumis*, *Rumex acetosa* ssp. *pseudoxyria*, *Cerastium beeringianum*, *Gastrolychnis affinis*, *G. triflora*, *Cochlearia arctica*, *Parrya nudicaulis*, *Draba macrocarpa*, *D. parvisiliquosa*, *Saxifraga nivalis*, *S. platysepala*, *S. cernua*, *Potentilla hyparctica*, *P. pulchella*, *P. uniflora* ssp. *uniflora*, *Myosotis asiatica*, *Pedicularis sudetica* ssp. *novaiae-zemliae*, *Artemisia richardsoniana*, *Saussurea tilesii*, *Taraxacum lateritium*; un — *Astragalus alpinus*, *Armeria arctica*, *Pedicularis langsdorffii*, *Valeriana capitata*, *Campanula uniflora*.

В моховом покрове присутствуют *Drepanocladus uncinatus*, *Thuidium abietinum*, *Distichium capillaceum*, *Tortula ruralis*, *Eurhynchium pulchellum*, *Barbula icmadophila*, *Brachythecium turgidum*, *Bryum* sp., *Pottia heimii*, *Encalypta rhabdocarpa*, *Desmatodon leucostomus*, *Bryum* sp., *Hypnum* sp. Из кустистых и трубчатых лишайников отмечены *Thamnolia vermicularis*, *Dactylina arctica*, *Cetraria nivalis*, *C. islandica*, *Cornicularia divergens*, *Cladonia pyxidata*. Накипные и листоватые лишайники представлены *Physconia muscigena*, *Ochrolechia frigida*,

ТАБЛИЦА 1

Соотношение широтных географических элементов в двух конкретных флорах и в сообществах *Carex duriuscula* на о-ве Врангеля

Широтный элемент	Бухта Сомнительная		Нижнее течение р. Гусиной	
	конкретная флора	сообщество *C. duriuscula*	конкретная флора	сообщество *C. duriuscula*
Арктический	81 (29.7%)	16 (39%)	66 (26.1%)	6 (25%)
Арктоальпийский (включая меаарктический — Юрцев, 1977)	125 (45.8%)	16 (39%)	123 (48.6%)	10 (41.7%)
Гипоарктический (включая гипоарктомонтанные виды)	47 (17.2%)	5 (12.2%)	42 (16.6%)	3 (12.5%)
Бореальный (включая бореально-монтанные виды)	20 (7.3%)	4 (9.8%)	22 (8.7%)	5 (20.8%)
Всего видов	273 (100%)	41 (100%)	253 (100%)	24 (100%)

Примечание. Данные о широтном распространении видов на Чукотке взяты из работы Б. А. Юрцева и др. (1979).

Rinodina turfacea, *Hypogymnia subobscura*, *Caloplaca stillicidiorum*, *Lecanora epibryon*, *Pachyospora verrucosa*.

Видовой состав сообществ с *Carex duriuscula* лишь частично сходен: в одном из них зафиксирован 41 вид сосудистых растений, в другом — 24, при этом только 12 видов общие для обоих.

Среди видов, растущих вместе с *C. duriuscula*, преобладают арктические и арктоальпийские (67—78% видового состава, табл. 1), несколько видов относятся к группе высокоарктических — *Puccinellia angustata*, *Gastrolychnis triflora*, *Saxifraga platysepala*, *Potentilla pulchella*. По составу широтных элементов обнаруженные сообщества контрастируют со степными сообществами в более южных подзонах Чукотской тундры, например в долине р. Паляваам (Западная Чукотка), где, помимо доминирующих видов корневищных степных осок (*Carex obtusata*, *C. supina* ssp. *spaniocarpa*, *C. duriuscula*), типчаков (*Festuca lenensis*, *F. auriculata*) и овсеца Крылова (*Helictotrichon krylovii*), участвует много степных, петрофитностепных и бореальных луговых видов. Обращает на себя внимание довольно мезофильный характер сообществ с *C. durisucula*, в одном из них (бухта Сомнительная) около 30% мезофитов, 58% — ксеромезофитов и мезоксерофитов и только 12 — ксерофитов (табл. 2).

ТАБЛИЦА 2

Соотношения различных экологических групп видов в криофитностепных сообществах о-ва Врангеля

	Ксерофиты	Мезоксерофиты	Ксеромезофиты	Мезофиты
Бухта Сомнительная	5 (12.2%)	10 (24.4%)	14 (34.1%)	12 (29.3%)
Нижнее течение р. Гусиной	4 (16.7%)	9 (37.5%)	9 (37.5%)	2 (8.3%)

Нестабильность видового состава, крайняя спорадичность распространения и приуроченность к местообитаниям с исключительно благоприятными микроклиматическими условиями и гидротермическим режимом почвы говорят о реликтовом характере описанных сообществ. Вместе с тем находка их на о-ве Врангеля, по-видимому, не случайна, так как общая климатическая обстановка[4] такова, что не препятствует широкому распространению в юго-западной части острова травяных сообществ с доминированием лугово-степной *C. obtusata* и типчаков *Festuca lenensis* и *F. auriculata*.

Сравнение структуры сообществ, где доминирует *Carex duriuscula*, с тундровыми сообществами в аналогичных местообитаниях (поверхность надпойменных террас) показывает, что они различаются коренным образом. В тундровых сообществах доминируют гемипростратные низкорослые кустарники (*Salix glauca*, *S. reptans*), шпалерные кустарнички (*S. rotundifolia*, *Dryas integrifolia*, *D. octopetala*) и рыхлодерновинно-кочкарная *Carex lugens*. Сообщества большей частью состоят из двух ярусов — кустарничкового и мохово-лишайникового (покрытие мхов — 25—50%, лишайников — 5—10%).

В сообществах *C. duriuscula* доминирует этот вид осоки, который является фоновым растением (в районе бухты Сомнительной к нему прибавляется второй доминант — *C. obtusata*). В этот фон вкраплены встречающиеся в небольшом обилии стержнекорневые и короткокорневищные травы. Бросается в глаза почти полное отсутствие кустарников и кустарничков (табл. 3). Сообщества по существу одноярусные, так как напочвенный покров из мхов и лишайников фрагментарный.

C. duriuscula образует сомкнутый покров высотой 8—12 см, причем немногочисленные генеративные побеги не выступают из дернины, образованной веге-

---

[4] К сожалению о климате острова обычно судят по данным полярной станции в пос. Ушаковский (бухта Роджерс), расположенной на морской косе, метеорологические условия которой значительно отличаются от таковых во внутренних частях острова, где наблюдается больше ясных дней, а летние среднемесячные температуры воздуха могут быть на 5—6° выше, чем на побережье (Сватков, 1970).

ТАБЛИЦА 3

Соотношение различных жизненных форм в составе криофитностепных и тундровых сообществ на о-ве Врангеля

Жизненная форма	Бухта Сомнительная		Нижнее течение р. Гусиной	
	разнотравно-осоковое криофитностепное сообщество	ивково-осоково-лишайниково-моховая пятнистая тундра	разнотравно-осоковое криофитностепное сообщество	ивково-моховая пятнистая тундра
Кустарники				
гемипростратные	1 (2.4%)	2 (4.1%)	—	1 (2.9%)
Кустарнички				
шпалерные аэроксильные	—	1 (2%)	—	2 (5.9%)
шпалерные геоксильные	—	1 (2%)	—	1 (2.9%)
Травы поликарпические				
стержнекорневые	16 (39%)	17 (34.6%)	13 (54.3%)	18 (52.9%)
короткокорневищные	7 (17.1%)	8 (16.4%)	6 (25%)	2 (5.9%)
длиннокорневищные	11 (26.8%)	8 (16.4%)	4 (16.6%)	3 (8.9%)
плотнодерновинные	3 (7.3%)	6 (12.2%)	—	3 (8.9%)
рыхлодерновинные	2 (4.9%)	4 (8.2%)	—	1 (2.9%)
луковичные	—	1 (2%)	—	1 (2.9%)
Травы монокарпические	1 (2.4%)	1 (2%)	1 (4.1%)	2 (5.9%)
Всего видов	41 (100%)	49 (100%)	24 (100%)	34 (100%)

тативными побегами. Верхний горизонт почвы до глубины 7 см густо пронизан корневищами осоки, от них отходят в разных направлениях придаточные корни, состоящие из утолщенной жесткой осевой части и огромного количества тончайших извилистых, многократно разветвленных боковых корней. Такое строение корней способствует плотному задернению почвы и создает обильный корневой опад. Каждый монокарпический побег осоки состоит из более или менее длинной (3—6 см) горизонтальной корневищной части (корневище растет 1—1.5 вегетационных сезона) и вертикальной розеточной части (2 вегетационных сезона); на 4-й год побег переходит к цветению, после чего отмирает его верхняя часть (цветонос и отчасти укороченное розеточное корневище). В месте перехода побега от удлиненной плагиотропной к укороченной ортотропной части образуются 1—3 дочерних побега, за счет которых продолжается нарастание корневища; из пазушных почек нижних розеточных листьев развиваются боковые побеги иного типа — с очень короткой (в несколько миллиметров) корневищной частью, уже на следующий год переходящие к цветению и в свою очередь ветвящиеся. Задернение поверхности обеспечивается сочетанием горизонтального разрастания и ветвления корневища и обильным кущением в местах выхода побегов на поверхность. Сходные данные о побегообразовании и продолжительности цикла развития монокарпических побегов у *C. duriuscula* приводятся для степей Забайкалья («Биоморфология и продуктивность. . .», 1979).

Описанные выше своеобразные сообщества с доминированием настоящего степного по эколого-ценотическому ареалу вида осоки мы, вслед за Б. А. Юрцевым (1978, 1981), относим к криофитным степям. Своеобразие их по сравнению с более южными вариантами аналогичных сообществ заключается в наличии очень незначительного числа других степных видов (только два вида — *C. obtusata* и *Potentilla arenosa*), преобладании в их составе арктических (в том числе высокоарктических!) и арктоальпийских видов трав и в более мезофильном характере сообществ.

ЛИТЕРАТУРА

Абрамова А. Л., Савич-Любицкая Л. И., Смирнова З. Н. (1961). Определитель листостебельных мхов Арктики СССР. М.; Л., Изд. АН СССР. — Александрова В. Д. (1977). Геоботаническое районирование Арктики и Антарктики. Л., Наука. — Биоморфология и продуктивность степных растений Забайкалья. (1979). Новосибирск, Наука. — Городков Б. Н. (1943). Полярные пустыни острова Врангеля. Бот. ж., 28, 4. — Городков Б. Н. (1958). Почвенно-растительный покров острова Врангеля. В кн.: Растительность Крайнего Севера и ее освоение, 3. М.; Л., Наука. — Определитель лишайников СССР. (1971—1978). 1—5. Л., Наука. — Петровский В. В. (1967). Очерк растительных сообществ центральной части острова Врангеля. Бот. ж., 52, 3. — Петровский В. В. (1973). Список сосудистых растений о. Врангеля. Бот. ж., 58, 1. — Петровский В. В. (1978). Географические связи флоры острова Врангеля (в связи с проблемой Берингийской суши). Бот. ж., 63, 5. — Петровский В. В., Юрцев Б. А. (1970). Значение флоры о. Врангеля для реконструкции ландшафтов шельфовых территорий. В кн.: Северный Ледовитый океан и его побережья в кайнозое. Л., Наука. — Сватков Н. М. (1970). Остров Врангеля. В кн.: Советская Арктика. М., Наука. — Юрцев Б. А. (1974). Степные сообщества Чукотской тундры и плейстоценовая «тундростепь». Бот. ж., 59, 4. — Юрцев Б. А. (1977). О соотношении арктической и высокогорных субарктических флор. В кн.: Проблемы экологии, геоботаники, ботанической географии и флористики. Л., Наука. — Юрцев Б. А. (1978). Некоторые вопросы типологии степных сообществ Северо-Восточной Азии. Бот. ж., 63, 11. — Юрцев Б. А. (1981). Реликтовые степные комплексы Северо-Восточной Азии (проблемы реконструкции криоксеротических ландшафтов Берингии). Новосибирск, Наука. — Юрцев Б. А., Петровский В. В., Коробков А. А., Королева Т. М., Разживин В. Ю. (1979). Обзор географического распространения сосудистых растений Чукотской тундры. Сообщ. 1—2. Бюл. МОИП, отд. биол., 84, 5—6.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 27 IV 1981.

УДК 582.34 (47+57)

Л. В. Бардунов

НОВИНКИ ДЛЯ ФЛОРЫ МХОВ СССР

L. V. BARDUNOV. RECENT ADDITIONS TO THE MOSS FLORA OF THE USSR

В 1980 г. автор проводил бриологические исследования на о-ве Итуруп (Курильские о-ва). При обработке гербария были выявлены не отмечавшиеся ранее в пределах СССР листостебельные мхи *Polytrichum sphaerothecium*, *Isothecium hakkodense* и *Mielichhoferia mielichhoferi* var. *japonica*. Приводятся описания названных таксонов (за исключением разновидности), указаны места их сбора, охарактеризованы ареалы.

Во время бриологических исследований на о-ве Итуруп (Курильские о-ва) были собраны два вида и одна разновидность листостебельных мхов, ранее не указывавшихся для территории СССР. Кроме того, одно местонахождение впервые найденного в СССР *Isothecium hakkodense* выявлено в более старых сборах с территории Южного Сахалина. Приводим описания видов.

Polytrichum sphaerothecium (Besch.) C. Muell. — *Pogonatum sphaerothecium* Besch. (сем. *Polytrichaceae*). Дерновинки довольно густые, низкие, легко распадающиеся, сначала светло-зеленые, позднее зеленовато-бурые до бурых. Стебель прямостоячий, 1—3 см выс., простой. Листья в сухом состоянии несколько искривленные, плотно прижатые к стеблю, влажные — прямо отстоящие, от не очень ясно выраженного влагалищного основания ланцетные, до 4—5.6 мм дл., с колпачковидной верхушкой. Края их цельные, выше влагалищной части внутрь завернутые и полностью закрывающие расширенную здесь жилку с ассимиляционными пластиночками. Жилка выступает в виде очень короткого остроконечия, гладкая или иногда на самом верху на спинке с немногими мелкими зубчиками. Ассимиляционные пластиночки в числе около 30, состоят из 6—10 (11)-клеточных рядов, верхние клетки несколько крупнее остальных, яйцевидные, с сильно утолщенной наружной стенкой, гладкие. Клетки однослойной части листовой пластинки в основании прямоугольные, сравнительно тонкостенные, выше переходят в короткопрямоугольные, квадратные и неправильно округло многоугольные, толстостенные, 14—18 (20) мкм в поперечнике. По краю листа от основания до завернутой части или выше идет хорошо заметная, прозрачная и бесцветная кайма из более или менее удлиненных, тонкостенных клеток. Перихециальные листья от влагалищного основания резко суженные, линейные, до 9 мм дл. Ножка при зрелой коробочке дуго-

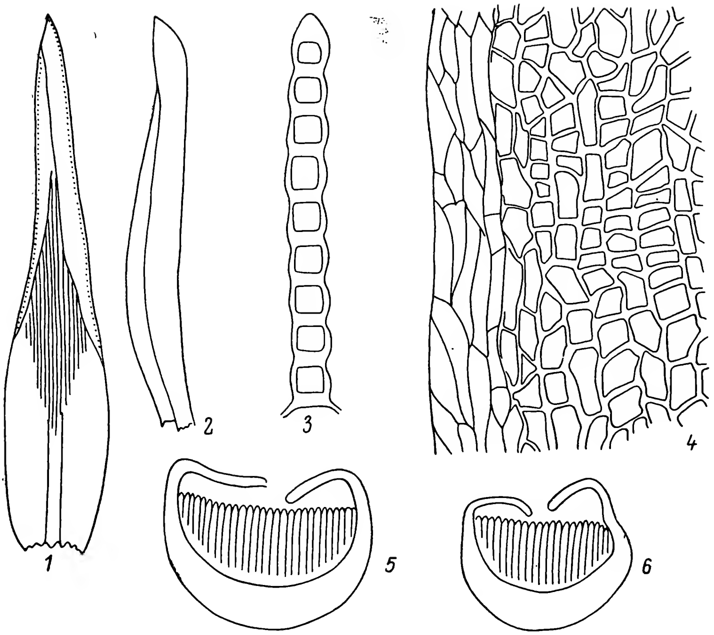


Рис. 1. *Polytrichum sphaerothecium.*

1, 2 — листья; 3 — ассимиляционная пластиночка на поперечном срезе; 4 — край листа в средней части, 5, 6 — поперечные срезы через верхние части листьев (схематизировано).

видно вниз согнутая. Коробочка горизонтальная до поникающей, почти шарообразная или яйцевидная, с хорошо выраженной дисковидной шейкой, 1.8—2.3 мм дл. и 1.2—1.8 мм шир. Крышечка коническая, с клювиком. Зубцы перистома треугольные, заостренные, бледно-желтые, около 300 мкм выс., основная перепонка почти такой же высоты, что и зубцы перистома. Споры около 15—18 мкм в диам. Колпачок волосистый. Двудомный (рис. 1).

Наши образцы стерильны. Описание спорогона заимствовано у T. Osada (1965).

Исследованные образцы. Курильские о-ва: о-в Итуруп, окр. пос. Курильск, скалы северной экспозиции, на поверхности камней и в мелких расщелинах, с единичной примесью *Bryoxiphium savatieri* (Husn.) Mitt., 6 IX 1980, Л. Бардунов; о-в Итуруп, окр. пос. Буревестник, прибрежные (у берега моря) скалы северной экспозиции, на денудированной поверхности камней, с единичной примесью *Rhabdoweisia kusenevae* Broth., 3 IX 1980, Л. Бардунов и Л. Прессман.

P. sphaerothecium распространен в Китае (Маньчжурия), на Корейском п-ове и в северной половине Японии — в центральной и северной частях о-ва Хонсю, на о-ве Хоккайдо и на расположенном возле северной оконечности Хоккайдо о-ве Рисири (Iwatsuki, 1962; Osada, 1965; Takaki et al., 1970). В центральной части о-ва Хонсю вид растет высоко в горах, выше 1500 м над ур. м., большей частью на скалах в полосе зарослей кедрового стланика *Pinus pumila.* К северу нижняя граница области распространения вида заметно снижается и на о-ве Рисири *P. sphaerothecium* произрастает уже начиная с высоты 700 м над ур. м.

Оба наших образца собраны на высотах, не превышающих 100 м над ур. м., при этом образец из окрестностей пос. Буревестник — почти у уреза воды. Заметим, что на о-ве Итуруп кедровый стланик местами произрастает почти на уровне моря.

Isothecium hakkodense Besch. (сем. *Lembophyllaceae*). Внешне очень похож на представителей рода *Thamnobryum* Nieuwl. Дерновинки сравнительно рыхлые, крупные, зеленые, слабо блестящие. Вторичные стебли приподнимающиеся до почти прямостоячих, нередко несколько дуговидно согнутые, до 3—6 см выс., неправильно, кустисто или более или менее древовидно ветвящиеся. Стеблевые листья рыхло прилегающие, на образцах из тенистых местообитаний — яв-

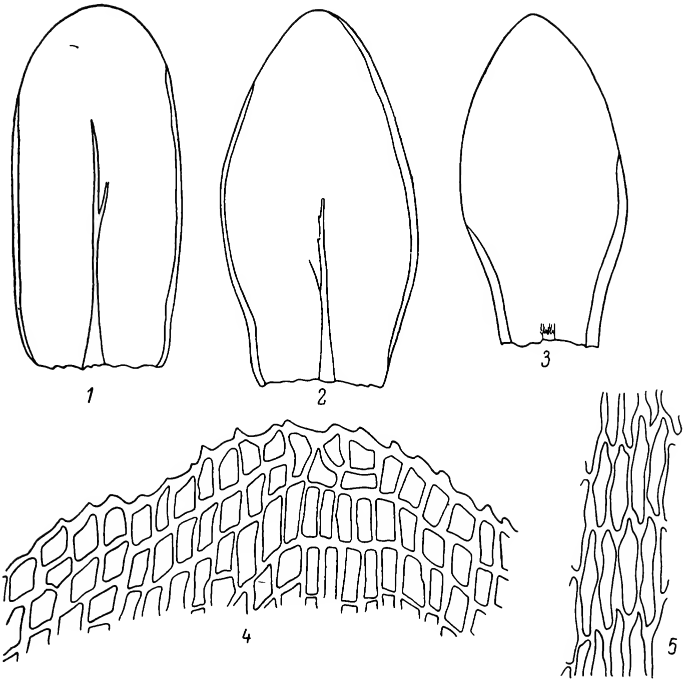


Рис. 2. *Isothecium hakkodense.*

1—3 — стеблевые листья; *4* — верхушка листа; *5* — клетки средней части листовой пластинки.

ственно двусторонне отстоящие, овальные или яйцевидные, вогнутые, до 1.8—2 мм дл., на верхушке большей частью закругленно тупые; края их частично загнутые, цельные или на верхушке мелкогородчатые. Жилка изменчивая на одних и тех же образцах: внизу слегка расширенная, выше быстро становится тонкой, иногда простая, с одним-двумя ответвлениями, достигает $^2/_3$ длины листа, иногда вильчатая или от основания раздвоенная, заканчивается в середине листа или немного ниже, иногда почти незаметна. Клетки листовой пластинки линейные, до 40—47 (50) мкм дл., на верхушке прямоугольные и ромбические, в углах основания — небольшая группа коротко прямоугольных, отчасти квадратных, зеленых, толстостенных клеток. Ножка около 1 см дл., темно-красная. Коробочка слегка наклоненная до почти горизонтальной, овальная, бурая, 1.2—1.4 мм дл. Зубцы наружного перистома ланцетные, темно-желтые, густо поперечно штриховатые примерно на $^2/_3$ высоты, выше обесцвеченные, папиллозные, по всей длине бесцветно окаймленные, 0.5—0.6 мм выс. Внутренний перистом примерно равной с наружным высоты, основная перепонка довольно высокая (около $^1/_3$ высоты перистома), отростки ланцетные, щелеобразно продырявленные, реснички немного короче отростков. Колечко широкое, отделяющееся. Однодомный (рис. 2).

Исследованные образцы. Курильские о-ва: о-в Итуруп, нижнее течение р. Курилки (близ пос. Курильск), широколиственно-дубовый лес, в нижней части стволиков *Ilex sugerokii*, 18 IX 1980, с открытыми коробочками, Л. Бардунов и Л. Прессман; о-в Итуруп, между поселками Курильск и Пионер, берег ручья в дубняке, на вертикальной поверхности крупных камней, довольно много, 10 IX 1980, Л. Бардунов и Л. Прессман; там же, дубняк, небольшое (около 1 м выс.) деревце тиса остроконечного, в нижней части стволика, мох образует на стволике сплошное кольцо, 10 IX 1980, Л. Бардунов и Л. Прессман; о-в Итуруп, район вулкана Баранского, берег ручья в березово-дубовом лесу, на вертикальной поверхности крупных камней, 16 IX 1980, Л. Бардунов и Л. Прессман; там же, березняк (с господством *Betula ermanii*), на основании ствола березы, 16 IX 1980, Л. Бардунов, и Л. Прессман. — Южный Сахалин: Корсаковский р-н, окр. пос. Лесное, елово-пихтовый лес, на камнях с тонким слоем гумуса, 30 VIII 1966, В. Черданцева.

I. hakkodense распространен в Японии (острова Хонсю и Хоккайдо) и более ниоткуда не был известен (Brotherus, 1925; Iwatsuki, Noguchi, 1973).

Mielichhoferia mielichhoferi (Hook.) Wijk et Marg. var. *japonica* (Besch.) Wijk et Marg. — *Mielichhoferia japonica* Besch. (сем. *Bryaceae*). От встречающейся в СССР типовой разновидности (var. *mielichhoferi*) эта разновидность отличается в основном лишь отсутствием перистома. Поэтому мы сочли возможным не приводить ни описания, ни изображения *M. mielichhoferi* var. *japonica*.

Исследованные образцы. Курильские о-ва: о-в Итуруп, окр. пос. Буревестник, прибрежные (у берега моря) скалы северной экспозиции, на влажной денудированной поверхности камней и в мелких расщелинах, довольно много, 3 IX 1980, со зрелыми коробочками, Л. Бардунов и Л. Прессман.

M. mielichhoferi var. *japonica* распространена в северной половине Японии — на островах Хонсю и Хоккайдо (Ochi, 1959). Ранее известная в СССР типовая разновидность отмечена на Кавказе, в горах Средней Азии и юга Восточной Сибири (Бардунов, 1965; Савич-Любицкая, Смирнова, 1970). Таким образом, ареал вида является разорванным.

Приведенные местонахождения таксонов на о-ве Итуруп несколько отодвигают к северу северную границу их ареалов, приходившуюся во всех трех случаях на о-в Хоккайдо. Любопытно, что на расположенных между островами Итуруп и Хоккайдо островах Кунашир и Шикотан ни один из рассмотренных таксонов пока не обнаружен, хотя бриологические исследования там проводились.

ЛИТЕРАТУРА

Бардунов Л. В. (1965). Листостебельные мхи Восточного Саяна. М.; Л., Наука.— Савич-Любицкая Л. И. (1954). Сем. *Polytrichaceae*. В кн.: Флора споровых растений СССР, 3. М.; Л., Изд. АН СССР. — Савич-Любицкая Л. И., Смирнова З. Н. (1970). Определитель листостебельных мхов СССР. Верхоплодные мхи. Л., Наука. — Brotherus V. F. (1925). *Musci*. In: Engler A., Prantl K. Die Natürlichen Pflanzenfamilien, 11. Berlin. — Iwatsuki Z. (1962). Mosses of Rishiri and Rebun islands, Northern Japan. J. Hattori Bot. Lab., 25. — Iwatsuki Z., Noguchi A. (1973). Index muscorum japonicarum. J. Hattori Bot. Lab., 37. — Ochi H. (1959). A revision of the *Bryaceae* in Japan and the adjacent regions. Tottori. — Osada T. (1965). Japanese *Polytrichaceae*. I. Introduction and genus *Pogonatum*. J. Hattori Bot. Lab., 28. — Takaki N., Amakawa T., Osada T., Sakuma E. (1970). Bryophyte flora of mt. Kaikoma, mt. Senjo and mt. Kitadake (Southern Japan Alps). J. Hattori Bot. Lab., 33.

Центральный сибирский ботанический сад
СО АН СССР,
Новосибирск.

Получено 29 VI 1981.

УДК 582.542 : 581.9(47)

М. Н. Ломоносова

PUCCINELLIA FILIFOLIA (POACEAE) — НОВЫЙ ВИД ДЛЯ ФЛОРЫ СССР

M. N. LOMONOSOVA. *PUCCINELLIA FILIFOLIA* (*POACEAE*) — A NEW SPECIES FOR THE FLORA OF THE USSR

На основе полевых исследований 1979 г. в окрестностях оз. Тере-Холь Эрзинского р-на Тувинской АССР впервые для территории СССР приводится *Puccinellia filifolia*.

В 1979 г. проводилось изучение флоры окрестностей оз. Тере-Холь в Эрзинском р-не Тувинской АССР. Обследованная территория располагается на крайнем юге Тувы и весьма своеобразна по экологическим условиям. Основу ландшафта составляют песчаные массивы, часто задернованные, с преобладанием ковыльных степей со *Stipa krylovii* Roshev. Большие пространства между восточными берегами озера и долиной р. Тес-Хем заняты барханами с разреженной растительностью из *Caragana bungei* Ledeb., *Hedysarum fruticosum* Pall., *Oxytropis tragacanthoides* Fisch., *Artemisia campestris* L. и других видов.

На пониженных участках, непосредственно примыкающих к озеру, где и была найдена *Puccinellia filifolia* (Trin.) Tzvel., встречаются пятна засоленной колосняковой степи, описание которой сделано 30 VII 1979. Рельеф ровный, почва песчаная, проективное покрытие травостоя 30%. Из сосудистых растений здесь отмечены *Achnatherum splendens* (Trin.) Nevski (sol), *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth (sol), *Leymus paboanus* (Claus) Pilg. (cop), *Puccinellia filifolia* (sol), *P. macranthera* V. Krecz. (sol), *Polygonum sibiricum* Laxm. (sol—sp), *Axyris hybrida* L. (sol), *Astragalus tibetanus* Benth. ex Bunge (sol), *Plantago maritima* L. (sol), *Artemisia anethifolia* Web. ex Stechm. (sol), *A. macrocephala* Jacq. ex Bess. (sol).

Ранее вид *Puccinellia filifolia* был известен только из центральных и восточных частей Монголии, из районов, находящихся на значительном расстоянии от территории Тувы (Цвелев, 1968).

Изучение имеющегося материала по этому виду в Гербарии Ботанического института им. В. А. Комарова АН СССР показало, что образцы *P. filifolia* из Тувинской АССР отличаются от монгольских менее жесткими и более темно окрашенными листовыми пластинками и более темными влагалищами листьев.

Гербарные сборы *P. filifolia* из Тувы хранятся в Гербарии Центрального сибирского ботанического сада СО АН СССР (NS).

Автор выражает благодарность Н. Н. Цвелеву за ценные советы по идентификации растений.

ЛИТЕРАТУРА

Грубов В. И. (1955). Конспект флоры Монгольской Народной Республки. М.; Л., Изд. АН СССР. — Цвелев Н. Н. (1968). Злаки. В кн.: Растения Центральной Азии, 4. Л., Наука. — Цвелев Н. Н. (1976). Злаки СССР. Л., Наука.

Центральный сибирский ботанический сад
СО АН СССР,
Новосибирск.

Получено 4 XII 1981.

ПОТЕРИ НАУКИ

УДК 92 (47+57) 581.9

ПАМЯТИ БОРИСА ПАВЛОВИЧА КОЛЕСНИКОВА (1909—1980)

A. M. SEMENOVA-TIAN-SHANSKAYA, M. S. BOTCH, S. A. DYRENKOV, YU. I. MANKO, N. I. NEPOMILUYEVA, V. I. PARFENOV, V. A. ROSENBERG, E. P. SMOLONOGOV, V. N. TIKHOMIROV. IN MEMORIAL OF BORIS PAVLOVICH KOLESNIKOV (1909—1980)

31 июля 1980 г. скоропостижно скончался крупный советский ученый, заслуженный деятель науки РСФСР, лесовод, геоботаник, ботанико-географ, член трех проблемных Научных Советов АН СССР и редколлегий журналов «Экология» и «Лесоведение», профессор Симферопольского государственного университета, член-корреспондент АН СССР Борис Павлович Колесников.

Он родился 30 мая 1909 г. в Петербурге в семье военного фельдшера. В 1911 г. родители Б. П. переехали в Приморье. Там прошли его детские и юношеские годы. В 1927 г. он поступил в Дальневосточный лесотехнический институт во Владивостоке, который окончил в 1931 г. Его учителями были профессора Б. А. Ивашкевич и А. А. Строгий. О них Б. П. всегда вспоминал с признательностью и теплотой. Будучи студентом Колесников проявил большой интерес к ботанике и проблемам лесоведения. В 1930 г. он работал в экспедиции на Сахалине, а после окончания института стал начальником отряда Эврон-Горинской экспедиции. В 1932 г. Б. П. был принят в аспирантуру Дальневосточного лесотехнического института, а в 1934 г. приглашен на работу в Сектор почвоведения, геоботаники и флоры Дальневосточного филиала АН СССР, организованный в 1932 г. по инициативе академика В. Л. Комарова. В новом академическом филиале сформировалась сильная группа молодых ученых. Благодаря содействию Комарова дальневосточные ботаники часто бывали в Ленинграде в Ботаническом институте АН СССР (БИН), работали в Гербарии, библиотеке, отделе геоботаники. Доклад Колесникова на семинаре отдела геоботаники о чозении («*Chosenia macrolepis* и ее ценозы»), в котором видное место занимали вопросы классификации динамики растительных сообществ чозении, обратил внимание слушателей на способности еще молодого исследователя. В эти же годы Б. П. вместе с известным уже тогда энтомологом А. И. Куренцовым работал в горах Сихотэ-Алиня на территории Судзухинского (ныне Лазовского) заповедника, возглавляя ботанико-энтомологическую экспедицию.

В 1939 г. он успешно защитил в Ленинграде на Ученом совете БИНа АН СССР диссертацию на тему «Растительность восточных склонов среднего Сихотэ-Алиня». Ему была присуждена ученая степень кандидата биологических наук и он был утвержден в звании старшего научного сотрудника. В том же году Дальневосточный филиал был закрыт, а Б. П. переведен на Северную базу АН СССР, в Архангельск, где он руководил лесохозяйственным отделением базы, и, работая в бассейне р. Вычегды, занимался в основном классификацией типов леса.

В 1941 г. по распоряжению президента АН СССР академика В. Л. Комарова Б. П. вернулся на Дальний Восток и был назначен заведующим Ботаническим кабинетом Горно-таежной станции АН СССР — единственного в те годы академического учреждения на Дальнем Востоке. В период Великой Отечественной войны он выполнял государственные задания по мобилизации ботанических ресурсов для нужд обороны.

После восстановления во Владивостоке в 1943 г. Дальневосточной базы АН СССР Б. П. становится заведующим ее Почвенно-ботаническим сектором. После открытия вновь в 1947 г. Дальневосточного филиала АН СССР он перешел туда в качестве заведующего лабораторией лесоведения и лесоводства. Он занимался изучением и картографированием растительного покрова Дальнего Востока СССР. Основным объектом его исследований оставались леса, а в центре внимания стояли вопросы динамики лесных растительных сообществ в связи с классификацией типов леса. Особое внимание он уделял лесам с господством кедра корейского *Pinus koraiensis.* Чтобы иметь возможность обработать и обобщить свои обширные экспериментальные материалы, Б. П. поступил в Институт леса АН СССР в докторантуру к академику В. Н. Сукачеву и на несколько лет переехал в Москву. В 1951 г. он успешно защитил в этом институте диссертацию на соискание ученой степени доктора биологических наук. Позднее, в 1956 г., она была опубликована в виде отдельной монографии «Кедровые леса Дальнего Востока». Этот труд, удостоенный премии АН СССР, получил международное признание и является основополагающим для географо-генетического направления в советской лесной типологии. Раскрыв картину генезиса кедровых лесов, Б. П. на их примере показал, что тип леса следует рассматривать как определенный этап лесообразовательного процесса. До конца своей жизни он последовательно развивал идеи географо-генетической лесной типологии. Детальное изучение растительного покрова Дальнего Востока и его динамических смен позволило ему приступить к разработке вопросов районирования и составить природное, геоботаническое и лесорастительное районирования всего Дальнего Востока, карту растительности Приморского края и серию карт растительности отдельных районов. Много времени Б. П. уделял изучению вопросов зональности растительного покрова на Дальнем Востоке, безлесью Приханкайской и Зейско-Буреинской равнин, включенных им в лесостепную зону, сходную по своим ландшафтам с североамериканскими прериями. Б. П. занимался также систематикой растений. Он описал кустарниковую форму тисса, новые виды шиповника, высокогорную пихту. Особенно много внимания он уделил систематике и истории развития дальневосточных видов лиственницы, выделил три новых вида и предложил интересную гипотезу истории развития рода *Larix.* Б. П. живо откликался на запросы практики, поэтому его авторитет среди работников лесного хозяйства был необычайно высок. Занимая административные посты, он проявил себя как великолепный организатор. С 1950 по 1954 г. он был заместителем председателя президиума Дальневосточного филиала АН СССР по научной работе, а в период 1951—1953 гг. исполнял обязанности председателя. В 1953 г. Б. П. был утвержден в звании профессора. В 1956 г. он переехал на Урал, в Свердловск, где возглавил лабораторию лесоведения Института биологии (позднее Института экологии растений и животных) Уральского научного центра АН СССР. Кроме лаборатории лесоведения, он создал в этом Институте дендрофизиологическую и лесоболотоведческую группы, способствовал выделению самостоятельной лаборатории лесного почвоведения.

При этом он продолжал заниматься обработкой и публикацией своих дальневосточных материалов.

В 1963 г. он был назначен ректором Уральского государственного университета им. А. М. Горького и занимал эту должность до 1967 г. В университете им была создана кафедра геоботаники, впоследствии реорганизованная в кафедру биогеоценологии. Под его руководством проводились обширные исследования лесов Урала и Зауралья, в которых он сам всегда принимал непосредственное активное участие.

Колесников достойно представлял советскую науку на Международных лесных форумах. На V мировом лесном конгрессе в США (1960) он выступил с докладом «Естественноисторическое районирование лесов (на примере Урала)», на VI мировом лесном конгрессе в Испании (1966) сделал доклад о кедровниках.

В 60-е годы Б. П. развернул большую работу в новом для себя направлении — в области охраны природы. Здесь особенно проявились его большая эрудиция и блестящие организаторские способности.

Он одним из первых среди биологов нашей страны осознал огромное влияние на биосферу научно-технического прогресса и понял необходимость принятия срочных мер по ее охране. Б. П. организовал Комиссию по охране природы при Уральском научном центре и в течение 20 лет бессменно руководил ею, ввел в Уральском университете чтение лекций по охране природы сначала на биологическом, а затем на всех факультетах и добился, чтобы такие курсы читались в других вузах Свердловска. Как ректор университета он способствовал организации лаборатории промышленной ботаники, в которой под руководством проф. В. В. Тарчевского сформировался сплоченный коллектив молодых энергичных исследователей. После смерти Тарчевского Б. П. взял на себя руководство этой лабораторией. Он возглавил также все работы по выявлению памятников природы и ботанических объектов на Урале, требующих охраны, по восстановлению ранее ликвидированных заповедников (Висимского и Денежкин Камень), по организации комплексного Средне-Уральского биогеоценологического стационара. Как заместитель председателя Уральского отделения Всероссийского общества охраны природы он добился периодического издания «Охрана природы на Урале», опубликовал интересную схему природоохранного районирования Урала и участвовал во всех всесоюзных совещаниях по охране природы. В 1968 г. Колесников выступил с двумя докладами на Первом Всесоюзном совещании по охране растительных объектов в Ленинграде и с тех пор стал одним из ведущих организаторов работ по охране растительного мира во всесоюзном масштабе.

В ноябре 1970 г. на общем собрании АН СССР Б. П. Колесников был избран ее членом-корреспондентом.

На V Делегатском съезде Всесоюзного ботанического общества (ВБО) в Киеве в 1973 г. впервые работала созданная под руководством Б. П. Секция охраны растительного мира. В основном докладе, составленном Б. П. совместно с ближайшими коллегами, были четко сформулированы три генеральных направления деятельности секции: 1. Организация рационального использования ресурсов растительного мира; 2. Оптимизация ландшафтов и охрана растительного мира в урбанизированных и индустриальных районах; 3. Охрана отдельных видов растений и природных биогеоценозов. По этим трем направлениям под руководством Б. П. шла подготовка к XII Международному ботаническому конгрессу. На пленарном заседании конгресса он выступил как представитель ботаников СССР с лекцией «Проблемы охраны растительного мира». После XII МБК Колесников стал признанным руководителем советских ботаников в области охраны растительного мира. Осенью 1975 г. он принимал участие в конференции «Теоретические вопросы заповедного дела в СССР», посвященной 40-летию Центрально-Черноземного заповедника, а в марте 1976 г. выступил с большим докладом по проблеме охраны растительного мира на годичной сессии Отделения общей биологии АН СССР. В это время вопросы, связанные с охраной растительного мира, заняли видное место в работах почти всех ботанических учреждений. Поэтому на годичной сессии Проблемного Совета «Биологические основы рационального использования и охраны растительного мира» было принято решение о создании в рамках Совета специальной постоянно действующей секции «Научные основы охраны растительного мира». Ее председателем единодушно был избран Б. П. Колесников. Под его руководством секция развернула работу по координации исследований и выработала план проведения научных школ и совещаний. Б. П. руководил работой Первой научной школы по охране растительного мира на базе Института биологии АН Латвийской ССР в сентябре 1978 г., секции «Рациональное использование и охрана растительного мира» на VI Делегатском съезде ВБО в Кишиневе в 1978 г.

По состоянию здоровья к этому времени он был вынужден переехать в Крым, в Алушту, и стал профессором кафедры общей биологии в Симферопольском государственном университете. Здесь Б. П. читал лекции по курсам геоботаники, лесоведения, биогеоценологии, охраны природы и др. В короткий срок он успел побывать во всех лесных районах Крыма и провел интересное региональное совещание «Охрана и рекреационное использование земельных и лесных ресурсов Крыма». Наряду с этим он продолжал консультировать своих уральских учеников и руководить секцией Проблемного Совета. Руководство секции согласовало с ним программу проведения Второй всесоюзной школы по охране растительного мира, посвященной оптимизации ландшафтов в Каунасе. По его инициативе годичная сессия Проблемного Совета в 1979 г. в Ереване целиком была посвящена охране растительного мира.

Кончина Б. П. Колесникова была тяжелым ударом для всех его друзей, учеников, коллег. Ушел крупный ученый, организатор науки, прекрасный педагог и воспитатель, удивительно скромный человек. Он мало говорил о себе, склонен был держаться в тени, иногда казался замкнутым и сухим, но для тех, кто его близко знал и имел счастье работать с ним, это был старший товарищ, друг, всегда чуткий, внимательный и деликатный.

Б. П. оставил многочисленных учеников, защитивших под его руководством кандидатские и докторские диссертации, аспирантов, студентов, которым он старался передавать свои знания и которых любил. Как прекрасный популяризатор научных знаний он известен широкому кругу читателей. Член КПСС, он отличался высокой требовательностью и принципиальностью; в течение ряда лет Б. П. избирали членом Свердловского обкома КПСС, депутатом областного Совета народных депутатов. Долгие годы он был членом многих научных обществ, инициатором и руководителем важных всесоюзных и региональных совещаний по лесоведению и охране растительного мира.

Б. П. был награжден орденом Октябрьской Революции, двумя орденами «Знак Почета» и медалями, ему было присвоено звание заслуженного деятеля науки РСФСР. Он был автором около 250 работ, широко известных в нашей стране и за рубежом.

Память о Борисе Павловиче Колесникове навсегда останется в сердцах его многочисленных учеников, друзей и последователей, которые постараются продолжить его дела.

СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ Б. П. КОЛЕСНИКОВА

1935. Интересные флористические находки в связи с историей развития растительного покрова в бассейне р. Горин. Вестн. ДВФ АН СССР, 14 : 137—144.

Научные заседания сектора геоботаники, почвоведения и флоры Дальневосточного филиала АН СССР в 1934—1935 гг. Вестн. ДВФ АН СССР, 14 : 190—192.

О кустарниковой форме тисса остроконечного (*Taxus cuspidata* S. et Z.). Вестн. ДВФ АН СССР, 13 : 31—46.

Термоминеральные источники Тернейского района. Вестн. ДВФ АН СССР, 13 : 127—130.

1936. Горные озера Сихотэ-Алиня. Изв. ГГО, 6 : 666—676.

Заповедник охотской флоры и фауны (верховья рек Амгуни, Горина, Урми и Кура). В кн.: Заповедники Дальневосточного края. Зап. Приморск. фил. ГГО, 6 (23) : 66—76.

Краткий предварительный отчет Сихотэ-Алинской энтомолого-геоботанической экспедиции Дальневосточного филиала АН СССР в 1935 году. Вестн. ДВФ АН СССР, 17 : 98—105.

Чозения и возможности ее использования. Лесная индустрия, 2 : 43—47.

1937. Научные заседания сектора ботаники Дальневосточного филиала АН СССР. Вестн. ДВФ АН СССР, 23 : 121—122.

Памяти профессора Бориса Анатольевича Ивашкевича (1889—1936). Вестн. ДВФ АН СССР, 22 : 129—133. (Совместно с К. П. Соловьевым).

Растительность хребта Тачинчжан (Южный Сихотэ-Алинь, Судзухинский филиал Сихотэ-Алинского государственного заповедника). Вестн. ДВФ АН СССР, 24 : 97—104.

Чозения (*Chosenia macrolepis* (Turcz.) Kom.) и ее ценозы на Дальнем Востоке. Тр. ДВФ АН СССР, сер. бот., 2 : 703—800.

[*Рец.*] Расторгуев Н. А., Горинова В. В. Таблицы сбега и массы ствола лиственницы даурской. Вестн. ДВФ АН СССР, 22 : 134—135.

1938. Высокогорная пихта Сихотэ-Алиня. Вестн. ДВФ АН СССР, 31 (4) : 115—122.

Материалы к флоре мхов Среднего Сихотэ-Алиня. Тр. Сихотэ-Алинского гос. заповед., 1. М., Изд. Гл. упр. по заповедникам : 209—227.

Минеральные источники Судзухинского района. Вестн. ДВФ АН СССР, 32 (5) : 142—146.

Растительность восточных склонов Среднего Сихотэ-Алиня. Тр. Сихотэ-Алинского гос. заповед., 1. М., Изд. Гл. упр. по заповедникам : 25—207.

1939. Вечная мерзлота на Сихотэ-Алине. Вестн. ДВФ АН СССР, 33 (1) : 85—95.

1941. Высокогорная растительность Среднего Сихотэ-Алиня. Тр. Сихотэ-Алинского гос. заповед., 3. М., Изд. Гл. упр. по заповедникам.

Новая кустарниковая береза Сихотэ-Алиня *Betula komarovii* sp. nova. Тр. Дальневост. Горно-таежной станции им. акад. В. Л. Комарова АН СССР, 4. Владивосток : 367—373. (Совместно с И. А. Перфильевым).

Растительность хребта Тачинчжан (Судзухинский филиал Сихотэ-Алинского государственного заповедника). Тр. Сихотэ-Алинского гос. заповед., 3. М., Изд. Гл. упр. по заповедникам.

1943. Дикие съедобные растения. Владивосток, Изд. Дальневост. Горно-таежной станции им. акад. В. Л. Комарова АН СССР : 1—39.

К характеристике бересклетов Приморского края как гуттаперченосов. Сов. бот., 4 : 42—54. (Совместно с Д. А. Баландиным).

1945. Обыкновенная сосна (*Pinus silvestris* L. s. l.) на юго-восточной границе своего распространения. Бюл. МОИП, отд. биол., 5—6 : 112—125.

1946. К систематике и истории развития лиственниц секции *Pauciserialis* Patschke. В кн.: Материалы по истории флоры и растительности СССР, 2. М.; Л., Изд. АН СССР : 321—364.

Сосна как порода для агролесомелиоративных работ на юге Приморья. Тр. Дальневост. Горно-таежной станции им. акад. В. Л. Комарова АН СССР, 5. Владивосток : 275—287.

1947. Дальневосточная научно-исследовательская база АН СССР. В кн.: Приморский край. Владивосток, Приморское изд. : 251—258.

Леса Майхэ-Даубихинского плато. В кн.: Статьи и очерки о Приморье и приморцах. Владивосток, Приморское кн. изд. : 86—89.

Лесные богатства Приморского края. Владивосток, Приморское кн. изд. : 1—42. (Совместно с А. А. Цымеком).

Лиственничные леса Средне-Амурской равнины. Тр. Дальневост. базы АН СССР, сер. бот., 1 : 5—80.

Первое «Комаровское чтение» при Дальневосточной базе им. В. Л. Комарова АН СССР. Сов. бот., 5 : 310.

Почвенно-растительный покров и животный мир. В кн.: Приморский край, 25 лет освобождения Приморья от интервенции и белогвардейщины (1922—1947). Владивосток, Дальневост. изд. : 27—35.

Работа почвенно-ботанического сектора Дальневосточной базы АН СССР за 1944—1945 гг. Сов. бот., 1 : 56—59.

1948. Научно-исследовательский центр Дальнего Востока. В кн.: Хабаровский край. Хабаровск, Дальневост. изд. : 3—40.

О характере ландшафта Суйфуно-Ханкайского геоботанического округа. В кн.: Материалы к изучению природных ресурсов Дальнего Востока, 1. Владивосток, Изд. ДВФ АН СССР : 29—32.

Растительность Хабаровского края. В кн.: Хабаровский край. Хабаровск, Дальневост. изд. : 41—54.

Содержание каротина в кормовых растениях Приморского края. В кн.: Сб. научных работ с.-х. опытно-исследовательских учреждений Приморского края, 1. Владивосток : 141—148. (Совместно с И. Ф. Беликовым).

1949. Очистка мест рубок в Приморском крае. (Дальневост. н.-и. база АН СССР). Владивосток, Примиздат : 55—58.

Природа южной половины советского Дальнего Востока. М., Геогр. гос. изд. : 1—384. (Совместно с Ю. А. Ливеровским).

1951. Временная инструкция по созданию полезащитных лесных полос и насаждений на полях колхозов и совхозов Суйфуно-Ханкайской равнины Приморского края. Приморское краевое управление сельского хозяйства. Владивосток : 1—46. (Совместно с В. А. Розенбергом и П. З. Сметанко).

Кедровые леса Приморского края. Автореф. дис. на соиск. учен. степ. д-ра биол. наук. ДВФ АН СССР, Владивосток : 1—43.

1953. К характеристике бересклетов Приморского края как гуттаперченосов (сообщение второе). Тр. Инст. леса АН СССР, 11. М.; Л., Изд. АН СССР : 345—350. (Совместно с Д. А. Баландиным).

Материалы к орографии и орографическому районированию Приморского края. В кн.: Материалы по физической географии юга Дальнего Востока. Инст. геогр. АН СССР. М., Изд. АН СССР : 241—283.

Новый шиповник для Сихотэ-Алиня. Ботанические материалы гербария Ботанического института АН СССР, 15. М.; Л., Изд. АН СССР : 123—125.

Объяснительная записка к карте растительности Суйфуно-Ханкайской равнины и прилегающих к ней предгорий Сихотэ-Алиня и Маньчжурской горной страны в масштабе 1 : 500 000. В кн.: Материалы по физической географии юга Дальнего Востока. Инст. геогр. АН СССР. М., Изд. АН СССР : 172—199. (Совместно с Г. Э. Куренцовой).

Остепненная и степная растительность Суйфуйской долины. В кн.: Материалы по физической географии юга Дальнего Востока. Инст. геогр. АН СССР. М., Изд. АН СССР : 200—218. (Совместно с Г. Э. Куренцовой).

Физико-географическое районирование Приханкайских равнин и прилежащих горных поднятий как основание для планирования развития их сельского хозяйства. В кн.: Материалы по физической географии юга Дальнего Востока. Инст. геогр. АН СССР. М., Изд. АН СССР : 35—121. (Совместно с В. В. Никольской).

1954. Кедр корейский на советском Дальнем Востоке. В кн.: Комаровские чтения, 4. ДВФ АН СССР, Владивосток : 23—67.

Некоторые итоги и перспективы развития советской науки на Дальнем Востоке. В кн.: Советское Приморье. Владивосток, Приморское изд. : 289—299.

Нижне-Амурская область (физико-географический очерк). Большая Советская энциклопедия, 2-е изд., 29 : 595—596. (Совместно с А. В. Стоценко).

Полезные растения Приморского края, перспективы их использования и задачи дальнейшего изучения. В кн.: Совещание по растительным ресурсам СССР. М.; Л., Изд. АН СССР : 45—50.

1955. Высокогорная растительность Сихотэ-Алиня. Второе совещание по вопросам изучения и освоения флоры и растительных высокогорий (тез. докл.). Л., Изд. АН СССР : 31—32.

Лесорастительное районирование Дальнего Востока и вопросы лесовосстановления и создания лесов защитного значения. В кн.: Вопросы развития лесного хозяйства и лесной промышленности Дальнего Востока. Тр. Инст. леса АН СССР, 12. М.; Л., Изд. АН СССР : 46—68.

Очерк растительности Дальнего Востока. Хабаровск, Хабаровское кн. изд. : 1—104.

Растительность залежей Приханкайской равнины. Сообщ. ДВФ АН СССР, 7 : 22—39. (Совместно с З. И. Гутниковой).

Типы лесов Дальнего Востока. В кн.: Справочник таксатора. Хабаровск, Дальневост. изд. : 86—131. (Совместно с К. П. Соловьевым).

1956. Дубильные растения юга Дальнего Востока. Тр. ДВФ АН СССР, 3 (5). М., Изд. АН СССР : 80—92.

Кедровые леса Дальнего Востока. Тр. ДВФ АН СССР, 2 (4). М., Изд. АН СССР : 1—263.

Классификация типов леса Дальнего Востока (кедровники, ельники, дубняки, широколиственные леса, кедровниковые стланики). В кн.: Справочник лесоустроителя Дальнего Востока. Хабаровск, Изд. Дальневост. авиалесоустроительного треста : 1—16.

Конспект лесных формаций Приморья и Приамурья. В кн.: Академику В. Н. Сукачеву к 75-летию со дня рождения. М.; Л., Изд. АН СССР : 286—305.

Природное районирование Приморского края. В кн.: Вопросы развития сельского и лесного хозяйства Дальнего Востока, 1. ДВФ АН СССР, Владивосток : 5—16.

1957. В. Л. Комаров и ботанико-географическое районирование советского Дальнего Востока. В кн.: Комаровские чтения, 6. ДВФ АН СССР, Владивосток : 3—26.

Очерк истории изучения растительности Дальнего Востока (1639—1957 гг.). В кн.: Наука на Дальнем Востоке. ДВФ АН СССР, Владивосток : 51—70.

Пути развития лесного хозяйства в Тюменской области. Тр. по лесному хозяйству Западной Сибири, 3. Зап.-Сиб. фил. АН СССР, Новосибирск : 49—60. (Совместно с Г. В. Крыловым).

1958. Геоботаническая карта Приморского края в масштабе 1 : 500 000. ДВФ АН СССР, Хабаровск. (Совместно с Д. П. Воробьевым, И. Т. Ивановой, Г. Э. Куренцовой, Т. М. Покровской и В. А. Розенбергом).

Геоботаническая карта Приморского края. Тез. докл. на сессии Совета ДВФ АН СССР по итогам научных исследований за 1957 г. Владивосток, Дальневост. изд. : 49—51. (Совместно с Г. Э. Куренцовой, И. Т. Ивановой, Т. М. Покровской).

К вопросу об очистке лесосек от порубочных остатков в лесах таежной зоны Свердловской области. В кн.: Рационализаторские предложения и обмен опытом на предприятиях лесного хозяйства. Науч.-тех. общ. лесной промышленности, Свердловск : 54—64.

Новые данные к биографии А. Ф. Будищева. Сообщ. ДВФ АН СССР, 9. Владивосток : 123—127.

О генетической классификации типов леса и задачах лесной типологии в восточных районах СССР. Изв. СО АН СССР, 4 : 113—124.

Полезные растения Приморского края, перспективы их использования и задачи дальнейшего изучения. В кн.: Состояние и перспективы изучения растительных ресурсов СССР. М.; Л., Изд. СССР : 187—194.

Порослевые древесно-кустарниковые заросли малолесных районов Приморского края. Тр. ДВФ АН СССР, 4 (6). Владивосток : 5—45. (Совместно с В. А. Розенбергом).

Природное районирование Приморского края. В кн.: Материалы по физической географии юга Дальнего Востока. Инст. геогр. и ДВФ АН СССР. М.; Л. Изд. АН СССР : 5—30.

Пути построения генетической классификации типов леса (тез. докл.). Тр. по лесному хозяйству Сибири, 4. Зап.-Сиб. фил. АН СССР, Новосибирск : 99—101.

Состояние и задачи охраны природы на Урале. В кн.: Первое уральское совещание по охране природы (тез. докл.). Урал. фил. АН СССР, Свердловск : 17—19.

Состояние советской лесной типологии и проблема генетической классификации типов леса. Изв. СО АН СССР, 2 : 109—122.

[*Рец.*] Ценная работа. Стариков Г. Ф. Леса Магаданской области. Магадан, 1958. Лесное хоз., 7 : 86.

1959. Великий преобразователь природы. Тр. Дальневост. Горно-таежной станции им. акад. В. А. Комарова ДВФ АН СССР, 6. Владивосток: 5—12.

Генетическая классификация типов леса и пути ее применения на Урале. В кн.: Материалы по классификации растительности Урала (тез. докл.) Урал. фил. АН СССР, Свердловск: 15—17.

Итоги геоботанического картирования советского Приморья. В кн.: Биологические ресурсы Дальнего Востока. ДВФ АН СССР, М.: 7—26. (Совместно с И. Т. Ивановой, Г. Э. Куренцовой, Т. П. Покровской и др.).

К истории изучения лесов Урала. В кн.: Ученые Урала в борьбе за технический прогресс. Урал. фил. АН СССР, Свердловск: 159—169.

О следах четвертичного оледенения в бассейне реки Горин. В кн.: Вопросы географии Дальнего Востока, 4. Приамур. отд. ВГО, Хабаровск: 74—77.

Охрана природы и ближайшие задачи комиссии Уральского филиала Академии наук СССР и Уральского отделения Географического общества СССР. Докл. V Всеуральск. совещ. по вопросам географии и охраны природы Урала. Пермь : 1—8.

Первое научное совещание по охране природы Урала. Изв. АН СССР, 3 : 470—472.

Усилить охрану природы Урала. Природа, 4 : 112.

[*Рец.*] Досадные ошибки ценной карты. Карта лесов СССР масш. 1 : 250 000 под ред. Ф. М. Козлова и В. П. Цепляева. 1957. В кн.: Вопросы географии Дальнего Востока, 3 : 396—401.

[*Рец.*] Полуяхтов К. К. Растительность Свердловской области. Бот. ж., 44, 12 : 1754—1789. (Совместно с П. Л. Горчаковским).

1960. Естественноисторическое районирование лесов (на примере Урала). В кн.: Вопросы лесоведения и лесоводства. Докл. к V Всемирному лесному конгрессу. М., Изд. АН СССР : 51—65.

Лесорастительное районирование как естественноисторическая основа районирования систем лесного хозяйства (на примере лесов Урала). В кн.: Вопросы географии и охраны природы Урала. Пермь, Изд. Пермск. гос. унив. : 1—11.

Некоторые закономерности возрастной и восстановительной динамики кедровых лесов Зауральского Приобья. Тр. по лесн. хоз. Сибири, 6. СО АН СССР, Новосибирск : 21—31. (Совместно с Е. П. Смолоноговым).

Основные итоги изучения естественного возобновления на концентрированных вырубках в лесах Свердловской области. Тр. Инст. биол. Урал. фил. АН СССР, 14. Свердловск : 3—21.

Охрана природы и ближайшие задачи комиссии УФАН и уральского отделения географического общества СССР. В кн.: Вопросы географии и охраны природы Урала. Пермь, Изд. Пермск. гос. унив. : 1—8.

Растительность Дальнего Востока СССР. В кн.: Вопросы ботаники, 3. Л., Изд. АН СССР : 89—91.

Состояние и важнейшие задачи охраны природы Урала. В кн.: Охрана природы на Урале, 1. Комиссия по охране природы, Урал. фил. АН СССР, Свердловск : 5—15.

Столетие первой экспедиции по изучению лесов Приморья и Приамурья. Тр. по лесн. хоз. Сибири, 6. СО АН СССР, Новосибирск : 187—192.

Технология лесосечных работ, применяемая в Скородумском леспромхозе. Тр. Инст. биол. Урал. фил. АН СССР, 16. Свердловск : 127—136. (Совместно с Б. Н. Шалыгиным и Г. С. Яковлевым).

Четвертое Всеуральское совещание по естественноисторическому и экономико-географическому районированию Урала. Зап. Урал. фил. ГГО, 1 (3). Свердловск : 181—189. (Совместно с А. М. Оленевым и Н. В. Клюкиным).

1961. Второе совещание по охране природы Урала. В кн.: Охрана природы на Урале, 2. Комиссия по охране природы, Урал. фил. АН СССР, Пермь : 167—170. (Совместно с А. К. Шарцем).

Генетическая классификация типов леса и ее задачи на Урале. Тр. Инст. биол. Урал. фил. АН СССР, 27. Свердловск : 47—59.

Задачи охраны природы и рационального использования природных ресурсов Прикамья. В кн.: Охрана природы на Урале, 2. Урал. фил. АН СССР, Пермь : 5—16. (Совместно с В. С. Гвоздевым, А. К. Шарцем и В. В. Тарчевским).

Изученность растительного мира Камчатской области и задачи научно-исследовательских работ. В кн.: Сырьевые ресурсы Камчатской области. Материалы выездной сессии комиссии по проблемам Севера в 1957 г. М. : 143—159.

История физико-географического изучения Дальнего Востока. В кн.: Дальний Восток (физико-географическая характеристика). Инст. геогр. АН СССР. М. : 14—40. (Совместно с Н. Г. Дмитриевой, А. И. Куренцовым и В. В. Никольской).

Лесорастительные условия и лесохозяйственное районирование Челябинской области. В кн.: Вопросы восстановления и повышения продуктивности лесов Челябинской области. Тр. Инст. биол. Урал. фил. АН СССР, 26. Свердловск : 3—44.

Материалы к инвентаризации природных объектов Урала, нуждающихся в охране (сообщение второе). В кн.: Охрана природы на Урале, 2. Урал. фил. АН СССР, Пермь : 123—129.

Новые данные о распространении некоторых широколиственных пород и смешанных лесов с их участием на юге Среднего Урала. Бот. ж., 46,12 : 1814—1817. (Совместно с В. И. Прокаевым).

О некоторых вопросах охраны природы на Среднем и Южном Урале. В кн.: Охрана природы и озеленение населенных пунктов. Материалы VI Всес. совещ. по вопросам географии и охраны природы. Башкир. гос. унив., Уфа : 5—6. (Совместно с В. И. Прокаевым).

Опыт применения генетической классификации типов леса при устройстве лесов Ильменского заповедника. В кн.: Вопросы восстановления и повышения продуктивности лесов Челябинской области. Тр. Инст. биол. Урал. фил. АН СССР, 26. Свердловск : 45—71. (Совместно с П. Ф. Трусовым и Е. М. Фильрозе).

Очерк растительности Челябинской области в связи с ее геоботаническим районированием. Тр. Ильмен. гос. заповед. Урал. фил. АН СССР, 8. Свердловск : 105—129.

Природные ландшафты прерий на советском Дальнем Востоке и их происхождение. Изв. АН СССР, сер. географ., 1 : 13—24. (Совместно с Ю. А. Ливеровским и В. В. Никольской).

Растительность. В кн.: Дальний Восток (физико-географическая характеристика). Инст. геогр. АН СССР. М. : 183—245.

Столетие первой экспедиции по изучению лесов Приморья и Приамурья. В кн.: Вопросы сельского и лесного хозяйства Дальнего Востока, 3. Владивосток, Изд. СО АН СССР : 5—11.

Физико-географические районы. В кн.: Дальний Восток (физико-географическая характеристика). Инст. геогр. АН СССР. М. : 301—411. (Совместно с Г. Н. Витвицким, Д. П. Воробьевым, Н. Е. Кабановым, И. И. Кармановым, А. И. Куренцовым, Ю. А. Ливеровским, Б. Ф. Петровым и В. В. Никольской).

1962. Биология в Дальневосточном филиале Сибирского отделения Академии наук СССР за 30 лет и дальнейшие задачи ее развития. В кн.: Материалы юбилейной сессии, посвященной 30-летию Дальневосточного филиала СО АН СССР, 1. Владивосток : 17—22.

Изучение и освоение бросовых земель в Верхне-Силезском промышленном районе Польши. В кн.: Охрана природы на Урале, 3. Урал. фил. АН СССР, Свердловск : 173—181. (Совместно с В. С. Николаевским).

К вопросу о скорости распада порубочных остатков на сплошных вырубках. В кн.: Материалы по изучению флоры и растительности Урала. Тр. Инст. биол. Урал. фил. АН СССР, 28. Свердловск : 119—130. (Совместно с Н. Т. Картавенко).

Комиссия по охране природы Уральского филиала АН СССР в 1960 г. В кн.: Охрана природы на Урале, 3. Урал. фил. АН СССР, Свердловск : 185—189.

Материалы к инвентаризации природных объектов Урала, нуждающихся в охране (сообщение третье). Там же: 127—132.

Новая технология лесосечных работ с сохранением подроста. Свердловск, Изд. Свердл. совета народного хозяйства : 1—2.

Опыт составления плана лесонасаждений с использованием генетической классификации типов леса. В кн.: Принципы и методы геоботанического картографирования. М.; Л., Изд. АН СССР : 92—97.

Охрана природы и природных ресурсов в Польше. В кн.: Охрана природы на Урале, 3. Урал. фил. АН СССР, Свердловск : 99—117.

Чернопихтово-широколиственные леса Южного Приморья. Тр. ДВФ СО АН СССР, 8 (10). М.; Л. : 1—147. (Совместно с Н. Г. Васильевым).

[*Рец.*] Малютин К. Г. Материалы по высшим растениям Челябинской области. Бот. ж., 47, 8 : 1214—1217. (Совместно с П. Л. Горчаковским).

[*Рец.*] Стариков Г. Ф. Леса северной части Хабаровского края. Лесное хоз., 7 : 83—84.

1963. Геоботаническое районирование Дальнего Востока и закономерности размещения его растительных ресурсов. В кн.: Вопросы географии Дальнего Востока, 6. Приамур. отд. ВГО, Хабаровск : 158—192.

Дереворазрушающие грибы восточных склонов Среднего Сихотэ-Алиня. Тр. Сихотэ-Алинского гос. заповед., 3. Владивосток : 59—70. (Совместно с Л. В. Любарским).

Лес — достояние народа. Свердловск, Свердлов. кн. изд.: 1—88. (Совместно с И. М. Вофси).

Лесотехнологическое районирование и порайонная специализация лесохозяйственных мероприятий на территории Большого Урала. В кн.: Материалы науч. конф. по изучению лесов Сибири и Дальнего Востока. (Тр. конф.). Красноярск, Изд. Инст. леса и древесины СО АН СССР : 87—100.

О соотношении между физико-географическим и специализированным природным районированием (на примере Свердловской области). Изв. ВГО, 95, 6 : 486—495. (Совместно с В. И. Прокаевым).

Охрана природы на Урале. Тр. IV совещ. по охране природы. СО АН СССР, Новосибирск : 114—118. (Совместно с В. И. Прокаевым).

От редакции. Тр. Инст. биол. Урал. фил. АН СССР, вып. 36. В кн.: Почвы и гидрологический режим лесов Урала. Свердловск : 3—4 (Совместно с В. П. Фирсовой).

Принцип эксплуатации горных лесов Урала. Лесное хоз., 12 : 8—13.

Уральское научное совещание по экологии и физиологии древесных растений. Бот. ж., 48, 8 : 1242—1244. (Совместно с П. Л. Горчаковским).

Федор Иванович Киселев. В кн.: Вопросы географии Дальнего Востока, 6. Приамур. отд. ВГО, Хабаровск : 323—326. (Совместно с К. П. Соловьевым).

[*Рец.*] Ценная работа о строении и развитии смешанных древостоев. Лесной ж., 3 : 171—172.

1964. Динамика аммиачного и нитратного азота в лесных почвах Зауралья при высоких и низких температурах. Почвоведение, 3 : 30—45. (Совместно с З. Н. Арефьевой).

Об учете памятников неживой природы Урала (письмо краеведам). В кн.: В помощь краеведу. Свердловск, Средне-Уральское кн. изд. : 76—77.

Распространение казацкого можжевельника на Южном Урале. Бот. ж., 49, 11 : 1496—1500. (Совместно с П. Л. Горчаковским).

Растительность (Челябинской области). В кн.: Природа Челябинской области. Южно-Уральское кн. изд. : 135—158.

1965. Александр Федорович Будищев (1830—1868). В кн.: А. Ф. Будищев — первоисследователь лесов Дальнего Востока. ДВФ СО АН СССР, Владивосток : 1—6.

Генетический этап в развитии лесной типологии, его ближайшие научно-теоретические задачи. В кн.: Материалы научной конференции по изучению лесов Сибири и Дальнего Востока. Красноярск, Изд. Инст. леса и древесины СО АН СССР : 120—124.

Дендрофизиология и лесоводство. В кн.: Физиология и экология древесных растений. Тр. Инст. биол. Урал. фил. АН СССР, 43. Свердловск : 307—317.

Лесоводственные основы рационального использования лесных ресурсов Урала. В кн.: Наука и лесное хозяйство. Ижевск, Удмуртия : 3—11.

О создании фотоальбома достопримечательностей Свердловской области. Тез. докл. к семинару городских и районных Советов краеведения. Урал. гос. унив., Свердловск : 5—6.

Охрана природы на Урале. VI Всес. совещ. по охране природы, Минск : 114—118.

Принципы организации неистощительной эксплуатации горных лесов Урала. Тр. Тбилис. инст. леса, 14. М., Лесная промышленность : 29—47.

1966. Вступительное слово. В кн.: Материалы межвузовской конференции «Пути повышения производительности труда». Урал. гос. унив., Свердловск : 3—4.

Второе Уральское совещание по экологии и физиологии древесных растений (г. Уфа, 18—20 марта 1965). Бот. ж., 51, 2 : 307—308.

Генетическая классификация типов леса и некоторые ближайшие задачи ее совершенствования. Тр. Казах. науч.-иссл. инст. лесн. хоз., 5. Алма-Ата : 38—54.

Кедровые сосны и кедровые леса СССР. В кн.: Лесное хозяйство и промышленное потребление древесины в СССР. М., Лесная промышленность : 395—408.

Припоселковые кедровники Свердловской области. В кн.: В помощь краеведу. Свердловск, Средне-Уральск. кн. изд. : 68—76. (Совместно с М. Ф. Петровым).

Природоохранительное районирование Урала. В кн.: Проблемы физической географии Урала. Тр. Моск. общ. испыт. природы, 18, 2 : 270—280.

Состояние и перспективы развития лесного хозяйства на территории Обского Севера. В кн.: Проблемы формирования населения и использования трудовых ресурсов в районах Крайнего Севера. Магадан, Изд. СО АН СССР : 34—36. (Совместно с Е. П. Смолоноговым).

1967. Дендрофизиологические исследования Уральского филиала АН СССР. В кн.: Сборник научной конференции, посвященной 50-летию Октября (тезисы). Уфа, Изд. Башкир. гос. унив. : 8—10. (Совместно с Ю. А. Терешиным).

Крупный центр подготовки специалистов с университетским образованием. В кн.: Очерки истории Уральского университета. Свердловск, Изд. Уральск. гос. унив. : 5—13.

Некоторые вопросы развития лесной типологии. В кн.: Типы и динамика лесов Урала и Зауралья. Тр. Инст. экологии растений и животных УНЦ АН СССР, 53. Свердловск, Изд. Урал. фил. АН СССР : 3—11.

Применение таксационно-статистического метода и генетическая классификация для изучения продуктивности лесов. Лесоведение, 4 : 16—25. (Совместно с Е. М. Фильрозе).

Среднеуральский природный парк. В кн.: Памятники природы. Охрана природы на Урале 6. УНЦ АН СССР, Свердловск : 29—36. (Совместно с В. И. Прокаевым).

Среднинский бор. Там же: 99—106. (Совместно с Г. Е. Коминым).

[*Рец.*] Нужная и своевременная книга. Левицкий И. И. Ива и ее использование (по материалам лесоустройства ивняков Нижней Волги). Лесной ж., 4 : 171.

1968. Вступительное слово. В кн.: Горьковские чтения Уральского университета, 1967. Уч. зап. Уральск. гос. унив., 84, сер. фил., 9. Свердловск : 3—5.

К вопросу о классификации форм динамики лесного покрова. В кн.: Материалы по динамике растительного покрова. (Доклады на межвузовской конференции в сентябре 1968 г.). Владимир. пед. инст., Владимир : 33—36.

Классификация вырубок и естественное возобновление сосновых лесов среднетаежной подзоны равнинного Зауралья. В кн.: Леса Урала и хозяйство в них. 1. Уральская лесная опытная станция, Свердловск : 246—279. (Совместно с Е. Л. Маслаковым).

Классификация форм динамики лесов и лесного покрова. В кн.: Развитие лесного хозяйства Карпат. Материалы науч. конф. (Закарпатская лесная опытная станция). Ужгород, Карпаты : 7—10.

Краткая программа курса «Охрана природы и ее ресурсов». В кн.: Программы преподавания курса «Охрана природы» (пособие для преподавателей). Свердловск, Изд. Уральск. гос. унив. : 59—60.

Лесоводственные основы рационального использования лесных ресурсов Урала. В кн.: Леса Урала и хозяйство в них 1. Уральская лесная опытная станция, Свердловск : 5—19.

Основные проблемы охраны и рационального использования горных ландшафтов Урала. Тез. докл. Всес. конф. по охране горных ландшафтов СССР. АН АрмССР, Ереван : 107—110.

От редактора. В кн.: Программы преподавания курса «Охрана природы» (пособие для преподавателей). Свердловск, Изд. Уральск. гос. унив. : 1—4.

Охрана природы — всенародное дело. В кн.: Охрана природы — всенародное дело. (Свердловский областной совет Всероссийского общества охраны природы). Свердловск, Средне-Уральск. кн. изд.: 7—29.

Памяти В. М. Савича (1885—1965). Лесоведение, 4 : 105—107.

Руководство по проведению лесовосстановительных работ в государственном лесном фонде Урала (Пермская, Свердловская, Челябинская, Курганская области, Башкирская АССР). М., Лесная промышленность : 1—104. (Совместно с Е. П. Смолоноговым и др.).

Состояние и перспективы развития лесохозяйственной науки и образования на Урале. В кн.: Леса Урала и хозяйство в них, 2. Уральская лесная опытная станция, Свердловск : 7—13. (Совместно с Н. А. Коноваловым).

[*Рец.*] Махатадзе Л. Б. Темнохвойные леса Кавказа. Лесоведение, 5 : 77—78.

1969. Введение. В кн.: Южная часть Дальнего Востока. Серия «Природные условия и естественные ресурсы СССР». Инст. геогр. АН СССР. М., Наука : 7—18. (Совместно с А. И. Куренцовым и В. В. Никольской).

Высокогорная растительность Среднего Сихотэ-Алиня. Биол.-почв. инст. ДВФ СО АН СССР. Владивосток, Дальневост. кн. изд. : 3—107.

Ильменский заповедник имени В. И. Ленина. В кн.: Заповедники Советского Союза. М., Колос : 192—200. (Совместно с Е. М. Фильрозе).

Комплексное и рациональное использование лесных ресурсов. В кн.: Южная часть Дальнего Востока. Серия «Природные условия и естественные ресурсы СССР». Инст. геогр. АН СССР. М., Наука : 364—367. (Совместно с Д. В. Кравченко).

Леса Пермской области. В кн.: Леса СССР, 4. М., Наука : 5—63. (Совместно с А. П. Шиманюком).

Леса Свердловской области. В кн.: Леса СССР, 4. М., Наука : 64—124.

Леса Челябинской области. В кн.: Леса СССР, 4. М., Наука : 125—156.

Лесохозяйственные области таежной зоны СССР и системы лесного хозяйства в аспекте долгосрочных прогнозов. Информ. бюл. Научного Совета по комплексному освоению таежных территорий, 2. СО АН СССР, Иркутск : 9—40.

Растительность. В кн.: Южная часть Дальнего Востока. Серия «Природные условия и естественные ресурсы СССР». Инст. геогр. АН СССР. М., Наука : 206—250.

Укрепление собственной сельскохозяйственной базы. В кн.: Южная часть Дальнего Востока. Серия «Природные условия и естественные ресурсы СССР». Инст. геогр. АН СССР. М., Наука : 367—377. (Совместно с Ю. А. Ливеровским, Б. А. Неуныловым и В. В. Никольской).

1970. Виталий Владиславович Тарчевский. 1905—1969. Учен. зап. Уральск. гос. унив., 94, сер. биол., 5. Свердловск : 229—235. (Совместно с С. Я. Левит, Г. М. Пикаловой, М. В. Пасынковой, Т. С. Чибрик, И. И. Шиловой и Ф. М. Шубиным).

Вопросы горного лесоводства на Урале. В кн.: Леса Урала и хозяйство в них, 5. Уральская лесная опытная станция, Свердловск : 90—94. (Совместно с Р. С. Зубаревой, Е. П. Смолоноговым и Е. М. Фильрозе).

Г. Ф. Морозов — основоположник лесоведения и научного лесоводства. В кн.: Лесообразовательныепроцессы на Урале. Тр. Инст. экологии растений и животных УНЦ АН СССР, 67. Свердловск. Изд. Урал. фил. АН СССР : 5—14.

Итоги разработки проблемы лесорастительного и лесохозяйственного районирования в СССР. В кн.: Материалы научной конференции по вопросам лесного хозяйства. Секция экономики, лесоустройства и таксации леса. Гос. комитет лесного хозяйства СМ СССР, ВНИИЛМ, Пушкино : 91—94.

Консервация поверхности золошлакоотвалов путем посева многолетних злаково-бобовых трав. Тез. докл. на семинаре «Эксплуатация золошлакоотвалов тепловых электростанций». М., Информэнерго : 34—36. (Совместно с Г. М. Пикаловой, М. В. Пасынковой и С. Я. Левит).

Лесорастительное районирование Тюменской области. Зап. Свердлов. отд. ВБО, 5. Ботанические исследования на Урале. УНЦ АН СССР. Свердловск : 34—57. (Совместно с Е. П. Смолоноговым и А. М. Вегериным).

Некоторые результаты работы лаборатории промышленной ботаники Уральского университета по фитомелиорации промышленных отвалов. В кн.: Рекультивация в Сибири и на Урале. Инст. почвоведения и агрохимии СО АН СССР, Новосибирск : 89—98. (Совместно с Г. М. Пикаловой).

О влиянии зимнего промерзания на азотный режим лесных почв Зауралья. Экология, 2 : 90—99. (Совместно с З. Н. Арефьевой).

[*Рец.*] Дальневосточный научно-исследовательский институт. Леса Дальнего Востока. М., Лесная промышленность. Лесоведение, 4 : 56—60.

1971. Вопросы горного лесоводства на Урале. В кн.: Повышение продуктивности горных лесов и защитной роли их в борьбе с ветровой и водной эрозией почв. Гослескомитет СМ СССР, ВАСХНИЛ, М. : 8—10. (Совместно с Р. С. Зубаревой, Е. П. Смолоноговым и Е. М. Фильрозе).

О преподавании курса «Охрана природы» в высших учебных заведениях (Из опыта вузов г. Свердловска). В кн.: Вопросы охраны ботанических объектов. Л., Наука : 277—283.

Охрана ботанических объектов Урала. В кн.: Вопросы охраны ботанических объектов. Л., Наука : 196—206.

Растительность и промышленные загрязнения. (Научно-координационное совещание в Свердловске 26—28 XI 1969). Бот. ж., 56, 6 : 903—907. (Совместно с Г. М. Пикаловой).

Растительные ресурсы. Леса и их хозяйственная характеристика. В кн.: Атлас Тюменской области, 1, лист 23 (6)—23 (8). М. — Тюмень. (Совместно с А. М. Вегериным и Е. П. Смолоноговым).

1972. Биологическая рекультивация техногенных ландшафтов Арктики и Субарктики. В кн.: Изучение биогеоценозов тундры и лесотундры. Л., Наука : 50—51.

Лесорастительные условия средней части бассейна р. Тавды и Тавда-Куминского междуречья. В кн.: Южнотаежные леса Западно-Сибирской равнины. Тр. Инст. экологии растений и животных УНЦ АН СССР, 83. Свердловск : 7—26.

От редактора. В кн.: Южнотаежные леса Западно-Сибирской равнины. Тр. Инст. экологии растений и животных УНЦ АН СССР, 83. Свердловск : 3—6.

Развитие и состояние типологии лесов в СССР. В кн.: Лесное хозяйство и лесная промышленность СССР. (К VII Мировому лесному конгрессу), М., Лесная промышленность : 290—304.

Типы южнотаежных лесов среднего течения р. Тавды и Тавда-Куминского междуречья. В кн.: Южнотаежные леса Западно-Сибирской равнины. Тр. Инст. экологии растений и животных УНЦ АН СССР, 83. Свердловск : 66—98.

1973. Актуальные вопросы охраны растительного мира. В кн.: Тез. докл. Уральской конференции молодых ученых «Человек и биосфера». Свердловск : 3—7.

Влияние низового пожара на структуру древостоя и возобновление древесных пород в сосняках — черничном и бруснично-черничном. В кн.: Горение и пожары в лесу. Инст. леса и древесины СО АН СССР. Красноярск : 301—321. (Совместно с Н. С. Санниковой и С. Н. Санниковым).

Вопросы охраны природы на Урале. В кн.: Охрана природы и ландшафт. Таллин, Общество по охране природы Эстонской ССР : 67—69. (Совместно с С. А. Мамаевым).

Высокогорная растительность хр. Арсеньева (Средний Сихотэ-Алинь). В кн.: Высокогорная растительность СССР, 3. Л., Наука : 143—186. (Совместно с Н. Г. Васильевым).

Классификация промышленных отвалов и условия почвообразования на них. В кн.: Рекультивация земель в СССР. (Научный совет по проблемам почвоведения и агрохимии АН СССР). М. : 33—64. (Совместно с Г. М. Пикаловой).

О комплексном районировании лесных территорий. В кн.: Вопросы лесоведения, 2. Инст. леса и древесины СО АН СССР, Красноярск : 37—45.

Основные итоги изучения лесов Ильменского заповедника. В кн.: Биологические исследования в Ильменском заповеднике. Тр. Ильменского гос. заповед., 10. Свердловск : 3—19. (Совместно с Е. М. Фильрозе).

Особенности рационального использования горных лесов Урала. В кн.: Охрана горных ландшафтов Сибири. Новосибирск, Наука : 70—78. (Совместно с Р. С. Зубаревой, Е. П. Смолоноговым и Е. М. Фильрозе).

Рекультивация на Урале. В кн.: Разработка способов рекультивации ландшафта, нарушенного промышленной деятельностью. Тез. докл. симпозиума СЭВ. Бургас, НРБ : 112—114. (Совместно с Г. М. Пикаловой, Г. И. Махониной, Т. С. Чибрик, С. Я. Левит).

Эталоны коренных таежных местностей, желательная их дислокация и проблемы изучения. В кн.: Эталонные участки природы тайги. Иркутск, Изд. Инст. геогр. Вост. Сибири и Д. Востока СО АН СССР : 5—21. (Совместно с Л. В. Поповым).

1974. Актуальные вопросы охраны растительного мира. Бот. ж., 59, 10 : 1536—1546. (Совместно с А. М. Семеновой-Тян-Шанской, С. М. Стойко и В. Н. Тихомировым).

Генетический этап в лесной типологии и его задачи. Лесоведение, 2 : 3—20.

Зонально-географическая и типологическая дифференциация естественного лесовозобновления на Урале. В кн.: Всес. науч. конф. «Проблемы лесовосстановления». Тез. докл. пленарного заседания и секции естественного лесовозобновления. М., Изд. ВНИИЛМ : 34—36. (Совместно с Р. П. Исаевой и Н. А. Луганским).

К вопросу о «землевании» поверхности промышленных отвалов при биологической рекультивации. В кн.: Вопросы научно-технической направленности инж.-строит. изысканий. Свердл. отд. Всес. астрономо-геодезического общ., Свердловск : 64—67. (Совместно с Г. М. Пикаловой).

К вопросу о классификации промышленных отвалов как компонентов техногенных ландшафтов. В кн.: Растения и промышленная среда, 3. Урал гос. унив., Свердловск : 3—28. (Совместно с Г. М. Пикаловой).

К характеристике азотного режима почв еловых лесов южнотаежного Зауралья. Лесоведение, 1 : 3—12. (Совместно с З. Н. Арефьевой).

Лесорастительные условия и типы лесов Свердловской области. Практическое руководство. Инст. экологии растений и животных УНЦ АН СССР, Свердловск : 3—175. (Совместно с Р. С. Зубаревой и Е. П. Смолоноговым).

Некоторые аспекты лесоосушительной мелиорации в Свердловской области. В кн.: Состояние и развитие научных исследований по решению актуальных проблем мелиорации и водного хозяйства Урала. (Тез. докл. науч.-произв. совещ.). Свердловск, Изд. Уральск. лесотехн. инст. : 28. (Совместно с В. И. Маковским и Е. П. Смолоноговым).

О научных основах биологической рекультивации техногенных ландшафтов. В кн.: Проблемы рекультивации земель в СССР. Новосибирск, Наука : 12—25.

Особенности распределения высокогорной растительности на хребте Арсеньева (Средний Сихотэ-Алинь). В кн.: Проблемы ботаники, 12. Растительный мир высокогорий и его освоение. Л., Наука : 111—117. (Совместно с Н. Г. Васильевым).

Процессы аммонификации и нитрификации в лесных почвах Урала и Зауралья. В кн.: Динамика микробиологических процессов в почве и обусловливающие ее факторы. (Материалы симпозиума 4—5 IX 1974), ч. 1. Таллин, Эст. НИИЛХ и охр. прир. : 113—117. (Совместно с З. Н. Арефьевой).

Рекультивация земель, нарушенных промышленностью (проблемы оптимизации техногенных ландшафтов). Информ. письмо Отд. общ. биологии АН СССР. М. : 1—37. (Совместно с Л. В. Моториной).

Рекультивация техногенных ландшафтов. В кн.: Человек и среда обитания. Л., Изд. ВГО СССР : 220—232.

Схема четвертичной истории высокогорной растительности Сихотэ-Алиня. В кн.: Проблемы ботаники, 12. Растительный мир высокогорий и его освоение. Л., Наука : 149—159.

1975. Задачи Средне-Уральского горно-лесного биогеоценологического стационара. В кн.: Информационные материалы Средне-Уральского горно-лесного биогеоценологического стационара. Инст. экологии растений и животных УНЦ АН СССР, Свердловск : 3—14.

Зонально-географические и типологические закономерности естественного возобновления в лесах Свердловской области. В кн.: Возобновление леса. М., Колос : 91—118. (Совместно с Н. А. Коноваловым, Р. П. Исаевой и Н. А. Луганским).

Математизация методов исследования — неотложная задача лесной типологии. В кн.: Использование математических методов и ЭВМ в области лесной типологии. Рига, Зинатне : 9—24.

Памятники живые и мертвые. Урал, 11 : 119—128. (Совместно с Б. С. Рябининым).

Проблемы рекультивации земель. Природа, 4 : 60—69. (Совместно с Л. В. Моториной).

Средне-Уральский горно-лесной биогеоценологический стационар в 1974 году. В кн.: Информационные материалы Средне-Уральского горно-лесного биогеоценологического стационара. Свердловск, Инст. экологии растений и животных УНЦ АН СССР : 23—34.

Conservation of virgin taiga forests. В кн.: Тез. докл., представленных XII Междунар. ботан. конгрессу, 2. АН СССР, Л., Наука : 541. (Совместно с С. А. Дыренковым).

1976. Биорекультивационное районирование Свердловской области. В кн.: Растения и промышленная среда, 4. Свердловск, Изд. Урал. гос. унив. : 10—16. (Совместно с А. И. Лукъянцем).

Естественное формирование почвенного и растительного покровов на отвалах Челябинского буроугольного бассейна. Там же : 70—122. (Совместно с Г. И. Махониной и Т. С. Чибрик).

Исследования по рекультивации промышленных отвалов на Урале в девятой пятилетке. Там же : 3—9 (Совместно с Г. М. Пикаловой, Т. С. Чибрик и Г. И. Махониной).

Исследования по рекультивации техногенных ландшафтов промышленных отвалов на Урале. В кн.: VI симпозиум СЭВ. Донецк, Донецк. гос. унив. : 17—23. (Совместно с Г. М. Пикаловой, Т. С. Чибрик и Г. И. Махониной).

Об истории развития ландшафта Южного Приморья. В кн.: География и палеогеография климоморфогенеза. Тихоокеанский инст. географии ДВНЦ АН СССР. Владивосток, Дальневост. кн. изд. : 129—132. (Совместно с Ю. А. Ливеровским и В. В. Никольской).

О вековых сменах в первобытных темнохвойных лесах Висимского заповедника (по палинологическим данным). В кн.: Информационные материалы Средне-Уральского горно-лесного биогеоценологического стационара по итогам 1975 года. Свердловск, Инст. экологии растений и животных УНЦ АН СССР : 24—28. (Совместно с Л. Н. Савиной и В. Г. Турковым).

Проблемы охраны растительного мира. Журн. общ. биол., 37, 5 : 635—648.

Проблемы техногенных ландшафтов. В кн.: Современное состояние и перспективы развития биогеоценологических исследований. Инст. леса Карельск. фил. АН СССР. Петрозаводск, Карелия : 80—101. (Совместно с Л. В. Моториной).

Средне-Уральский горно-лесной биогеоценологический стационар в 1975 году. В кн.: Информационные материалы Средне-Уральского горно-лесного биогеоценологического стационара по итогам 1975 года. Свердловск, Инст. экологии растений и животных УНЦ АН СССР : 3—11. (Совместно с В. А. Кирсановым, В. Г. Турковым).

1977. Диалог о природе. Свердловск, Средне-Уральское кн. изд.: 1—216. (Совместно с С. С. Шварцем и Б. С. Рябининым).

Координация исследований по охране природы Урала. В кн.: Охрана окружающей среды и рациональное использование природных ресурсов. Опыт координации. Информационные материалы Межведомственного Совета по координации научных исследований. Комиссия по охране природы УНЦ АН СССР, Свердловск : 3—14. (Совместно с Л. В. Потаповой).

О «Флоре сосудистых растений Висимского заповедника и его окрестностей» Н. М. Грюнер. В кн.: Популяционные и биогеоценологические исследования в горных темнохвойных лесах Среднего Урала. Свердловск, Урал. гос. унив. : 47—51.

Охрана растительного мира на XII Международном ботаническом конгрессе (Ленинград, 3—10 июля 1975 г.). Бот. ж., 62, 12 : 1792—1807. (Совместно с А. М. Семеновой-Тян-Шанской и С. А. Дыренковым).

Очерк природы Висимского государственного заповедника. В кн.: Популяционные и биогеоценологические исследования в горных темнохвойных лесах Среднего Урала. Свердловск, Урал. гос. унив. : 5—46. (Совместно с В. Г. Турковым).

Районирование лесного фонда — научно-организационная основа интенсификации лесного хозяйства СССР. В кн.: Первое Всесоюзное совещание по проблемам районирования лесного фонда СССР. (Тез. докл.). Красноярск, Изд. Инст. леса и древесины СО АН СССР : 2—7.

[*Рец.*] Проблема многовекового прогнозирования географических явлений. В кн.: Исследование взаимодействия факторов рельефообразования. Тихоокеанский инст. географии ДВНЦ АН СССР, Владивосток : 133—140.

1978. Зонально-географические системы ведения лесного хозяйства — научная основа его интенсификации на Урале. В кн.: Леса Урала и хозяйство в них, 11. Свердловск, Средне-Уральское кн. изд. : 3—16.

Итоги Первого Всесоюзного совещания по методам районирования лесного фонда СССР. В кн.: Материалы Всесоюзного совещания по современным достижениям науки для районирования лесного фонда СССР. Гослесхоз СССР, Пушкино, Изд. ВНИИЛМ : 29—43.

Методы изучения биогеоценозов в техногенных ландшафтах. В кн.: Программы и методика изучения техногенных ландшафтов. Науч. Совет АН СССР по биогеоценологии, М., Наука : 5—21. (Совместно с Л. В. Моториной).

Облепиха на промышленных отвалах. В кн.: Растения и промышленная среда, 5. Свердловск, Урал. гос. унив. : 61—67. (Совместно с Э. Г. Тереховой).

Проблемы лесоосушительной мелиорации в Свердловской области. В кн.: Охрана природы и рациональное использование природных ресурсов Урала, 8. Свердловск, УНЦ АН СССР : 64—71. (Совместно с В. И. Маковским и Е. П. Смолоноговым).

1979. Выдающийся ученый. Лесное хоз., 7 : 27. (Совместно с К. П. Соловьевым и А. А. Цимеком).

Географические закономерности размещения ресурсов растительного мира по советскому Дальнему Востоку. Тез. докл. на XIV Тихоокеанском научном конгрессе. Комитет 1. «Лесоводство». М., Наука : 22—23.

Горные леса Урала. В кн.: Горные леса. М., Лесная промышленность : 140—148.

К истории изучения лесов и лесных ресурсов Дальнего Востока. В кн.: Экология и продуктивность лесных биогеоценозов. ДВНЦ АН СССР, Владивосток : 152—162. (Совместно с К. П. Соловьевым).

Некоторые результаты работы и ближайшие перспективы Средне-Уральского горнолесного биогеоценологического стационара. В кн.: Темнохвойные леса Среднего Урала. Тр. Инст. экологии растений и животных УНЦ АН СССР, 128. Свердловск : 3—11.

Охрана растительного мира в СССР (обзор исследований). Бот. ж., 64, 7 : 1051—1064. (Совместно с А. М. Семеновой-Тян-Шанской, В. И. Парфеновым и М. С. Боч).

Представление резолюций. В кн.: XII Международный ботанический конгресс: Отчет. Л., Наука : 117—118.

Проблемы охраны растительного мира СССР. В кн.: XII Международный ботанический конгресс: Отчет. Л., Наука : 96—109.

Geographical distribution regularities in the vegetation world resources in the Soviet Far East (XIV Pacific Science Congress. Forestry). M. : 20—21.

1980. Рекреационное лесоводство — новый вид системы ведения хозяйства в лесах Крыма. В кн.: Охрана и рациональное использование природных ресурсов, 1. Симферополь, Симферопольский гос. унив. : 27—36.

Элементы системного подхода к организации природоохранительного образования студентов. В кн.: Образование в области окружающей среды. (Материалы первой Всесоюзной конференции по образованию в области окружающей среды, 3—6 июля 1979 г., Минск). М., Изд. Гос. комитета СССР по науке и технике АН СССР : 175—177. (Совместно с А. Н. Васютой, Э. Г. Кучиной и Л. П. Поповой).

А. М. Семенова-Тян-Шанская, М. С. Боч, С. А. Дыренков, Ю. И. Манько, Н. И. Непомилуева, В. И. Парфенов, В. А. Розенберг, Е. П. Смолоногов, В. Н. Тихомиров

Ботанический институт им. В. Л. Комарова
АН СССР, Ленинград,
Ленинградский научно-исследовательский институт
лесного хозяйства,
Биолого-почвенный институт ДВНЦ АН СССР,
Владивосток,
Институт биологии Коми филиала АН СССР,
Сыктывкар,
Институт экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича
АН БССР, Минск
Институт экологии растений и животных
УНЦ АН СССР, Свердловск,
Московский государственный университет.

Получено 9 IX 1981.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 581.84

Атлас ультраструктуры растительных тканей. Под редакцией М. Ф. Даниловой и Г. М. Козубова. — Петрозаводск: Карелия, 1980, с. 1—456, 202 табл. микрофотографий и 46 рис. Ц. 8 р. 70 к. Т. 1500. (Atlas of plant tissue ultrastructure. Ed. by M. Ph. Danilova a. G. M. Kozubov. Petrozavodsc, Karelia, 1980).

E. L. KORDYUM. (*A REVIEW*). ATLAS OF PLANT TISSUE ULTRASTRUCTURE. 1980.

Введение в практику ботанических исследований методов электронной микроскопии привело к интенсивному развитию ряда новых научных направлений и к обогащению старых классических отраслей ботаники. Технический уровень электронномикроскопических работ и их размах в последние 10—15 лет постоянно росли, следствием этого явились значительные успехи в изучении тонкой структуры растений. Первый сводный труд, обобщающий итоги этих исследований в нашей стране — «Атлас ультраструктуры растительных клеток», был опубликован в 1972 г. по инициативе и при участии сотрудников Лаборатории морфологии и анатомии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР, Лаборатории цитологии, генетики и селекции древесных растений Института леса Карельского филиала АН СССР, лабораторий Института физиологии растений им. К. А. Тимирязева АН СССР. Книга была составлена как краткий, но хорошо иллюстрированный обзор общих принципов организации растительной клетки и содержала достаточно полную информацию об основных ее структурных компонентах (органеллах). Особенно подробно были освещены уникальные структуры растительной клетки — пластиды, клеточная оболочка, плазмодесмы, вакуолярная система. Книга стала определенным этапом в становлении новой области ботаники, получила признание специалистов (удостоена премии им. К. А. Тимирязева) и сыграла важную роль в распространении знаний и подготовке новых исследовательских кадров.

Дальнейшее развитие электронномикроскопических исследований растений привело к накоплению обширных сведений о разнообразии клеточной структуры в тканях, органах разных таксономических групп растений. Труд по обобщению этих данных взял на себя тот же авторский коллектив. Так появилась сводная работа по гистологии растений «Атлас ультраструктуры растительных тканей», выпущенная издательством «Карелия» (Петрозаводск) в 1980 г.

В «Атласе» представлено большинство тканей высших растений: апикальные и латеральные меристемы, покровные, проводящие, паренхимные, механические ткани, секреторные структуры, ткани и структуры репродуктивной сферы. Каждой из тканей в «Атласе» посвящена отдельная глава; она содержит подробную ультраструктурную характеристику основных клеточных типов, слагающих ткань. Описание большинства тканей составлено с отражением их специфических особенностей в различных органах растения (стебле, листе, корне, репродуктивных органах). Естественно, что при всем стремлении авторов дать для всех тканей одинаково полное ультраструктурное описание и подробно его проиллюстрировать снимками и рисунками, это не всегда было возможным сделать из-за разной степени изученности различных тканей и органов. Более подробно оказались охарактеризованными ткани и специализированные структуры вегетативных органов, репродуктивная сфера представлена в данном издании менее полно (по-видимому, она может стать темой самостоятельной подобной публикации).

Как и предыдущий труд этого коллектива, «Атлас ультраструктуры растительных тканей» является не только иллюстративным изданием (202 таблицы электронномикроскопических снимков и 46 рисунков), но и фундаментальной научной работой, подводящей итог многолетним исследованиям авторов и отражающей успехи мировой гистологической науки. Он вполне может претендовать на роль современной обзорной сводки по гистологии растений. Обилие, тщательный подбор и высокое качество иллюстраций облегчают восприятие большого описательного материала. К сожалению, качество полиграфического воспроизведения иллюстраций не везде выдержано на одинаково высоком уровне и оставляет в некоторых случаях желать лучшего, однако по сравнению с предыдущим «Атласом» оно существенно повышено.

Выход в свет «Атласа ультраструктуры растительных тканей» следует оценить как значительное событие в научной жизни нашей страны: это одна из первых публикаций по ультраструктуре тканей высших растений, причем по объему и детальности описания тканей она не имеет себе равных в мировой литературе. Нет сомнения, что эта книга будет встречена ботанической общественностью с еще бо́льшим интересом, чем предыдущий «Атлас». Оба выпущенных «Атласа» могут быть использованы как справочное руководство для специалистов нескольких смежных областей ботаники и как учебное пособие для преподавания анатомии, гистологии, клеточной морфологии.

Следует приветствовать координацию усилий коллективов нескольких ведущих лабораторий страны для создания сводных трудов по ультраструктуре растений. Хочется надеяться, что подобные издания и впредь станут поводом для концентрации сил отечественных анатомов и цитологов. Перспективны, например, публикации самостоятельных изданий по ультраструктурной характеристике отдельных таксономических групп растений. Несомненно полезно составление в виде атласов подробного ультраструктурного описания важнейших сельскохозяйственных растений. Опыт создания двух первых «Атласов» свидетельствует о том, что есть все предпосылки для перехода к серийному выпуску подобных изданий.

Е. Л. Кордюм.

Институт ботаники
им. Н. Г. Холодного АН УССР,
Киев.

Получено 11 I 1982.

CONTENTS

Page

O. A. Semikhatova. The role of the studies on respiration in the development of the theory of photosynthetic plant productivity 1025
A. S. Dariev, B. R. Vassiliev, S. Th. Kolodyazhny. The characters of leaf structure as applied for the systematics of the tribe *Hibisceae* (*Malvaceae*) 1036
I. F. Udra. The dispersal of woody plants, their migration potentialities and biogeographical interpretation of the events of the Quaternary 1047
E. A. Kondratieva-Melville, L. E. Vodolazsky. Morphological and anatomical structure of *Arabidopsis thaliana* (*Brassicaceae*) in ontogenesis 1060

COMMUNICATIONS 1070

H. I. Goltraf. A study of wood of some *Populus* species (*Salicaceae*) with the aid of scanning electron microscopy. (1070). — **Z. T. Artyushenko, A. V. Schepak.** Shoot branching in the representatives of the family *Amaryllidaceae*. (1074). — **G. A. Firsov.** To the question of geography and systematics of the genus *Acer* (*Aceraceae*). (1082). — **V. I. Mikhailov.** The evaluation of the taxonomical characters of the species of the genus *Nitzschia* (*Bacillariophyta*). (1090). — **I. M. Magomedov, M. G. Agaev.** Some evolutionary aspects of C_4-photosynthesis. (1094). — **M. E. Votzhilko, Yu. P. Kozhevnikov.** The reflection of the modern vegetation by the surface spores-pollen spectra in the middle reaches of the Berezovka River (Kolyma River Basin). (1100). — **V. A. Smagin.** The dynamics of overgrowth in the peat digging areas (as exemplified by the former peat workings of the Leningrad District). (1112). — **V. M. Sveshnikova.** Stomatal movements in the plants of the Wrangel Island.(1117). — **V. N. Golubev, Yu. S. Volokitin.** Anthecological peculiarities in *Ruscus ponticus* (*Asparagaceae*). (1121). — **L. I. Vakhtina, G. L. Kudryashova.** Karyosystematic investigation of the two Crimean species of the genus *Allium* (*Alliaceae*). (1126).

NEW TAXA 1131

Vu Suan Fyng. New species of the family *Lamiaceae* of the flora of Viet-Nam. (1131). — **M. N. Lomonosova, I. M. Krasnoborov.** A new species of *Elytrigia* (*Poaceae*) from the Tuvanian ASSR. (1138). — **A. V. Dengubenko.** A new species of the genus *Taraxacum* (*Asteraceae*) from the Shugnan Mountain Range (West Pamir). (1140).

FLORISTIC FINDINGS 1142

T. G. Polozova. On the finding of the steppe species *Carex duriuscula* (*Cyperaceae*) in the Wrangel Island. (1142). — **L. V. Bardunov.** Recent additions to the moss flora of the USSR. (1148). — **M. N. Lomonosova.** *Puccinellia filifolia* (*Poaceae*) — a new species for the flora of the USSR. (1151).

OBITUARIES 1153

A. M. Semenova-Tian-Shanskaya, M. S. Botch, S. A. Dyrenkov, Yu. I. Manko, N. I. Nepomiluyeva, V. I. Parfenov, V. A. Rosenberg, E. P. Smolonogov, V. N. Tikhomirov. In memorial of Boris Pavlovich Kolesnikov (1909—1980). (1153).

CRITICS AND BIBLIOGRAPHY 1166

E. L. Kordyum. (*A review*). Atlas of plant tissue ultrastructure. 1980. (1166).

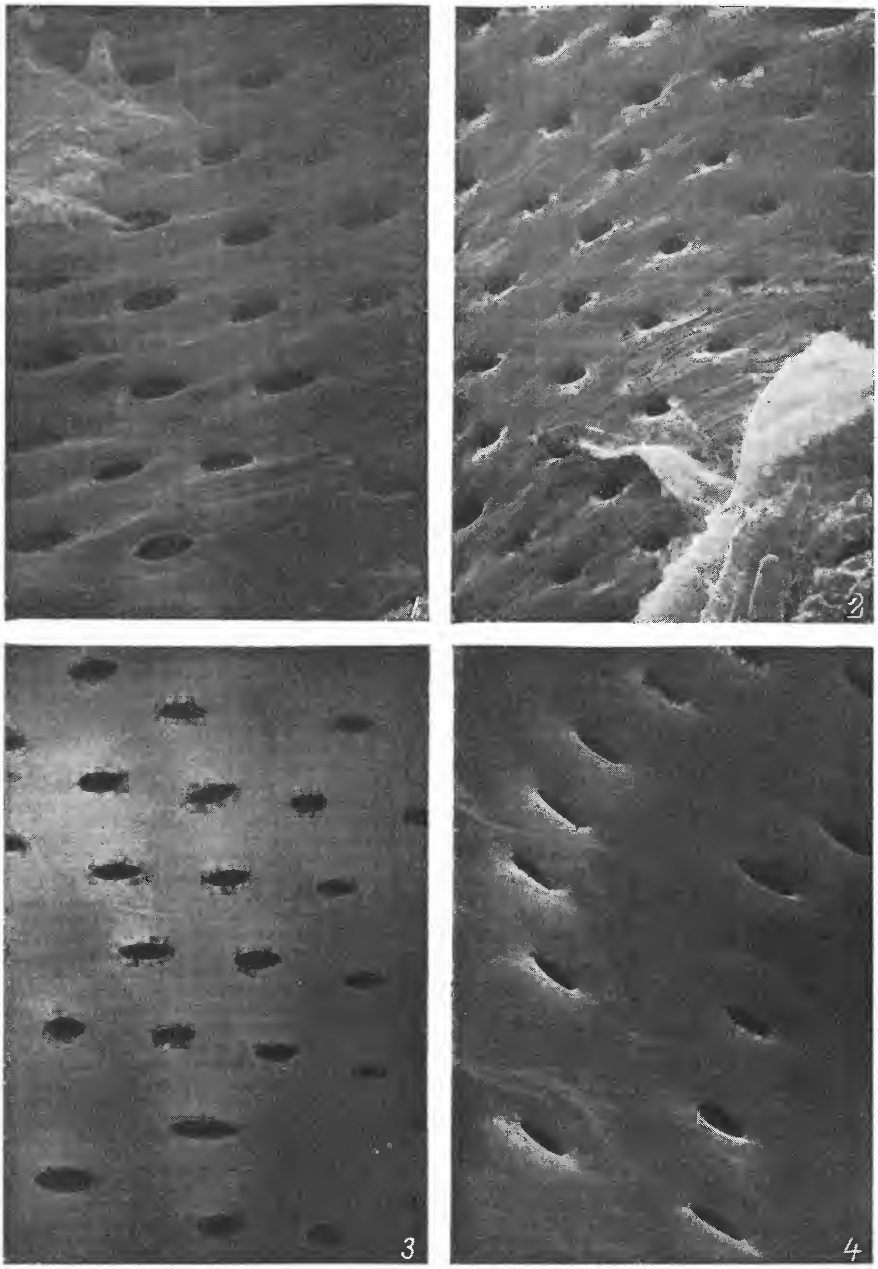


Рис. 1. Характер поровости на внутренних стенках сосудов, ×1800.

1 — тополь белый, *2* — осина, *3* — тополь бальзамический, *4* — тополь советский.

К с. 1071

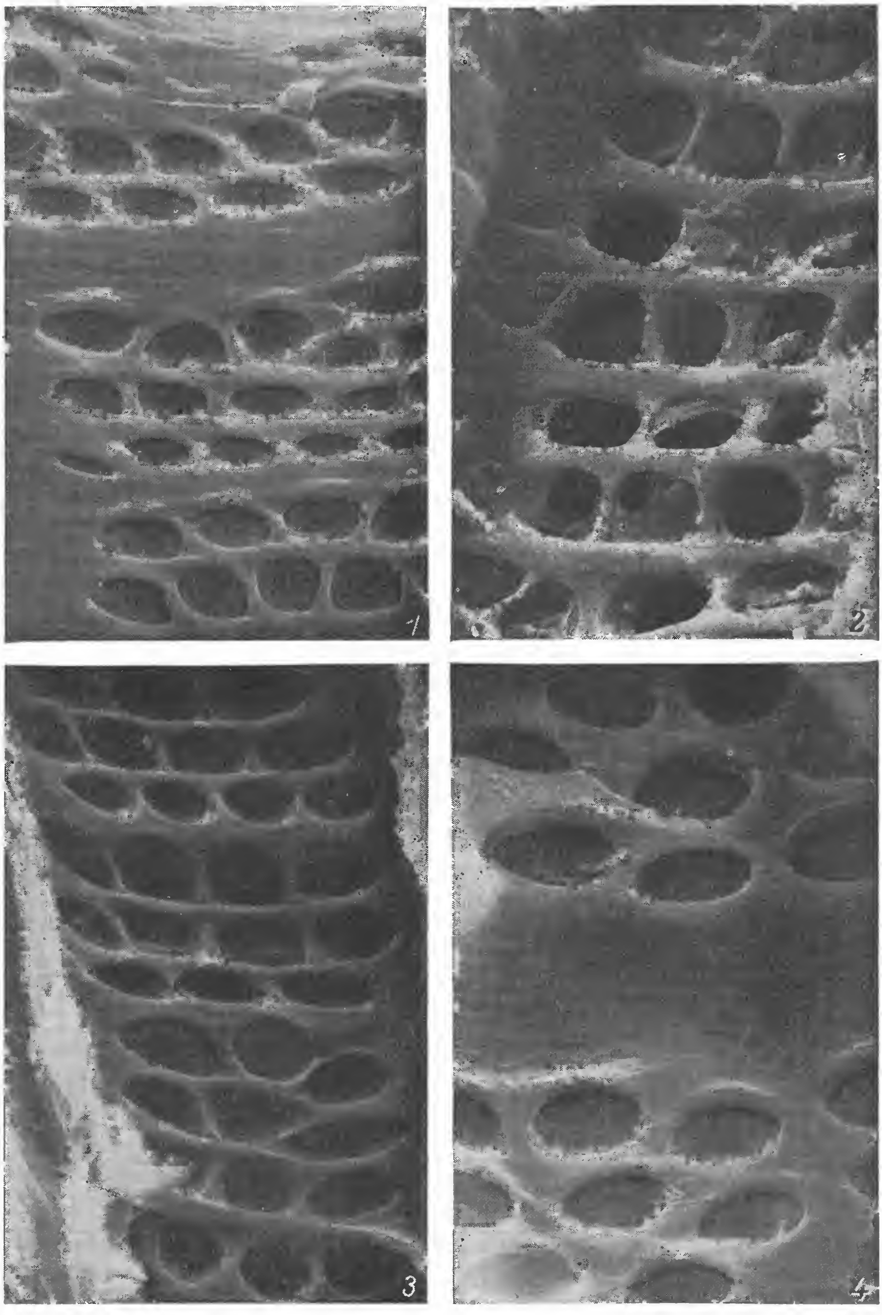


Рис. 2. Поля перекреста сосудов и лучей, ×1080.

1 — осина, *2* — тополь белый, *3* — тополь бальзамический, *4* — тополь советский.

К с. 1072

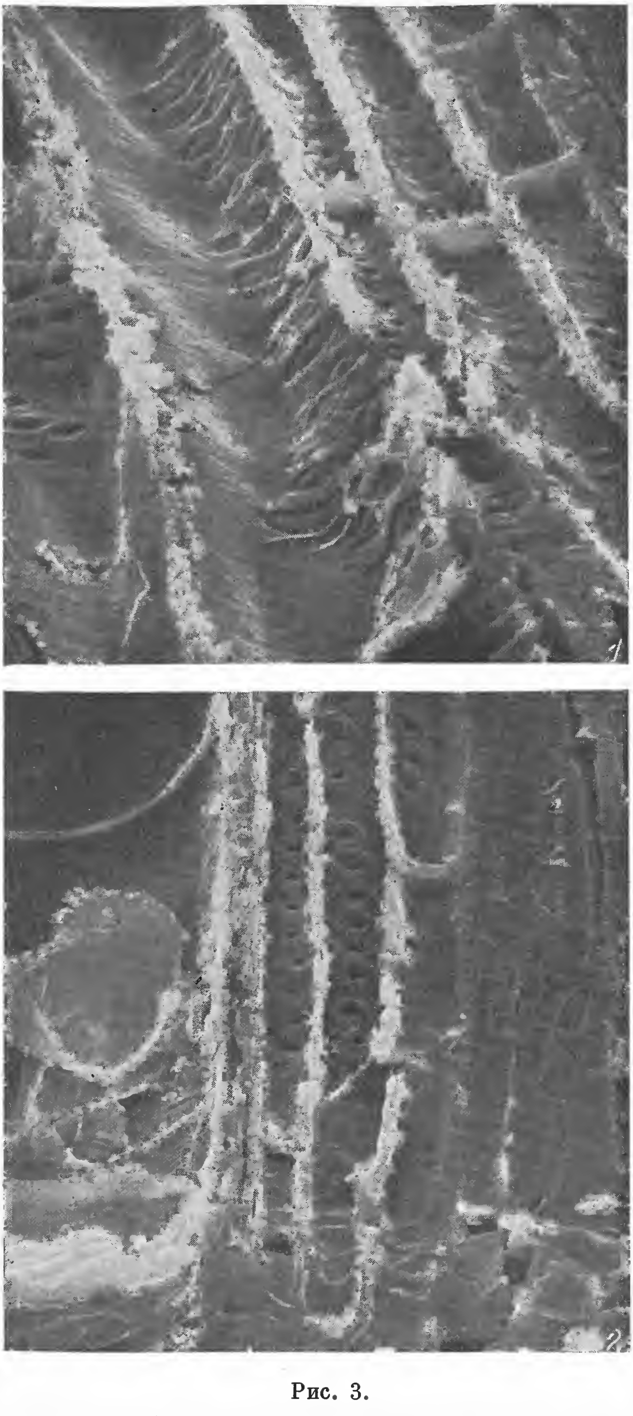


Рис. 3.

1 — тополь белый, сосуды с трехслойной паренхимной обкладкой, ×720; *2* — тополь советский, волокнистые трахеиды, ×720.

К ст. З. Т. Артюшенко, с. 1081

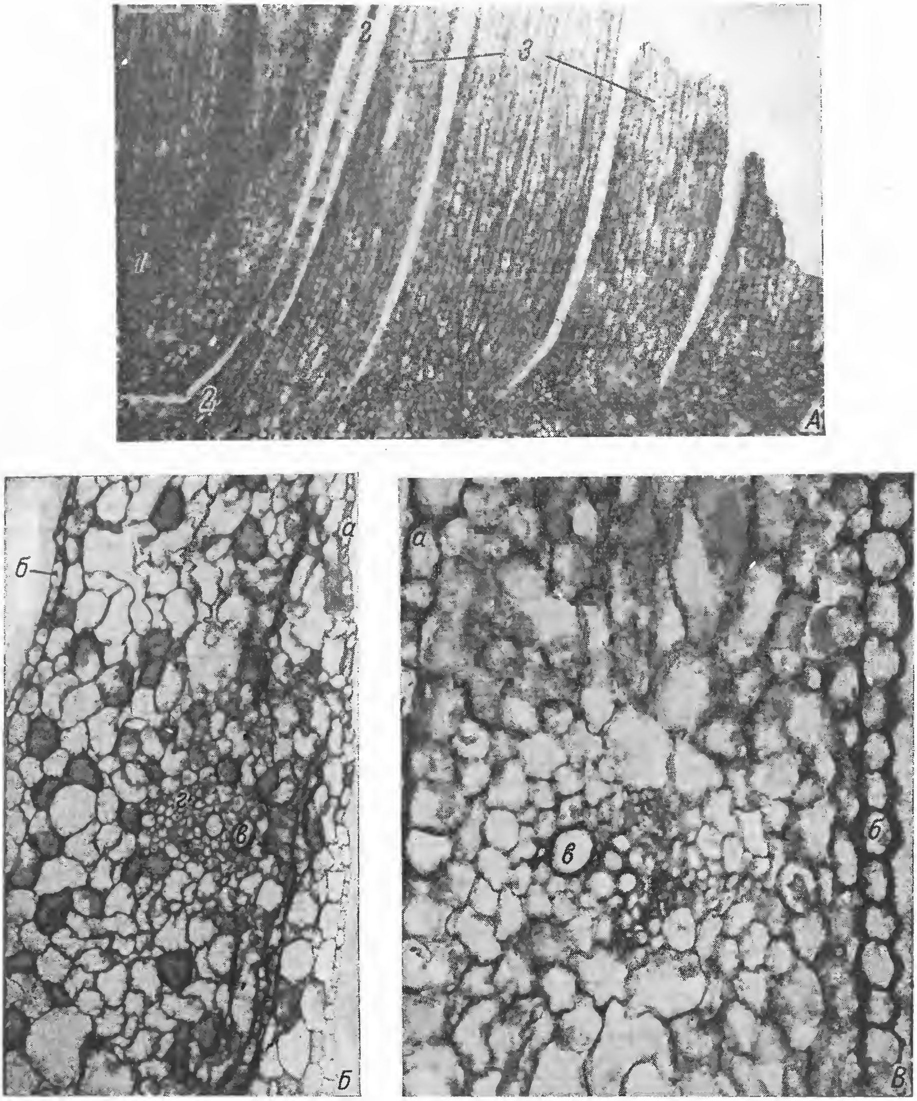


Рис. 5. Анатомическое строение пленчатого и обычного листьев у *Crinum moorei*.

А — часть луковицы с цветоносом (*1*), пленчатым (*2*) и зелеными (*3*) листьями; *Б* — анатомическое строение пленчатого листа; *В* — анатомическое строение зеленого листа. *а* — верхняя, *б* — нижняя эпидермы, *в* — ксилема, *г* — флоэма.

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

О. А. Семихатова. Роль исследований дыхания в развитии теории фотосинтетической продуктивности растений 1025

А. С. Дариев, Б. Р. Васильев, С. Ф. Колодяжный. Использование признаков строения листа для систематики трибы *Hibisceae* (*Malvaceae*) 1036

И. Ф. Удра. Расселение древесных растений, их миграционные возможности и биогеографическая интерпретация событий четвертичного периода 1047

Е. А. Кондратьева-Мельвиль, Л. Е. Водолазский. Морфологическое и анатомическое строение *Arabidopsis thaliana* (*Brassicaceae*) в онтогенезе 1060

СООБЩЕНИЯ 1070

Е. И. Гольтраф. Исследование древесины представителей рода *Populus* (*Salicaceae*) с помощью сканирующей электронной микроскопии. (1070). — **З. Т. Артюшенко, А. В. Щепак.** Ветвление побега у представителей семейства *Amaryllidaceae*. (1074). — **Г. А. Фирсов.** К вопросу о географии и систематике рода *Acer* (*Aceraceae*). (1082). — **В. И. Михайлов.** Оценка значимости таксономических признаков видов рода *Nitzschia* (*Bacillariophyta*). (1090). — **И. М. Магомедов, М. Г. Агаев.** Некоторые эволюционные аспекты C_4-фотосинтеза. (1094).— **М. Е. Вощилко, Ю. П. Кожевников.** Отражение современной растительности поверхностными спорово-пыльцевыми спектрами в среднем течении р. Березовки (бассейн р. Колымы). (1100). — **В. А. Смагин.** Динамика зарастания торфяных карьеров (на примере выработанных торфяников Ленинградской области). (1112). — **В. М. Свешникова.** Устьичные движения у растений острова Врангеля. (1117). — **В. Н. Голубев, Ю. С. Волокитин.** Антэкологические особенности *Ruscus ponticus* (*Asparagaceae*). (1121). — **Л. И. Вахтина, Г. Л. Кудряшова.** Кариосистематическое исследование двух крымских видов рода *Allium* (*Alliaceae*). (1126).

НОВЫЕ ТАКСОНЫ 1131

Ву Суан Фынг. Новые виды семейства *Lamiaceae* из Вьетнама. (1131). — **М. Н. Ломоносова, И. М. Красноборов.** Новый вид рода *Elytrigia* (*Poaceae*) из Тувинской АССР. (1138). — **А. В. Денгубенко.** Новый вид рода *Taraxacum* (*Asteraceae*) с Шугнанского хребта (Западный Памир). (1140).

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ 1142

Т. Г. Полозова. О находке степного вида *Carex duriuscula* (*Cyperaceae*) на острове Врангеля. (1142). — **Л. В. Бардунов.** Новинки для флоры мхов СССР. (1148). — **М. Н. Ломоносова.** *Puccinellia filifolia* (*Poaceae*) — новый вид для флоры СССР. (1151).

ПОТЕРИ НАУКИ 1153

А. М. Семенова-Тян-Шанская, М. С. Боч, С. А. Дыренков, Ю. И. Манько, Н. И. Непомилуева, В. И. Парфенов, В. А. Розенберг, Е. П. Смолоногов, В. Н. Тихомиров. Памяти Бориса Павловича Колесникова (1909—1980). (1153).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ 1166

Е. Л. Кордюм. (*Рецензия*). Атлас ультраструктуры растительных тканей. 1980. (1166).

1 р. 90 к.

Индекс
70056